Biologisches Centralblatt.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Dreiundzwanzigster Band.

1903.

Mit 97 Abbildungen und 1 Doppeltafel.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1903.

K. B. Hof- & Universitäts-Buchdruckerei Fr. Junge (Junge & Sohn) Erlangen.

Inhaltsübersicht

des

dreiundzwanzigsten Bandes.

O = **Original**; *R* = **Referat.**

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. — 1. Januar 1903. — № 1.

Nochmals Herr Dr. Bethe und die Insekten-Psychologie.

Bethe hat nochmals geantwortet, und zwar hat er ausdrücklich diese Ehre nur Herrn von Buttel und mir erwiesen. Eigentlich wollte mich diese Antwort zu keiner Rückäußerung veranlassen; denn mir scheinen die Streitpunkte genügend abgeklärt. Doch will ich der Sache wegen noch ein paar Worte hinzufügen.

Herr Dr. Bethe behandelt die ganze Angelegenheit vom Standpunkt des persönlichen Kampfes und wirft dabei seinen „Gegnern" Subjektivismus vor! Er spricht von Mangel an „Gegenliebe" von meiner Seite. Ich hatte freilich bisher von seiner „Liebe" nichts gemerkt, aber auch keine solche beansprucht, denn die Gefühlsphysiologie kannte ich nicht. Da hört eben die wissenschaftliche Polemik auf. Einen persönlichen Vorwurf macht er mir daraus, dass ich die Exaktheit seiner Versuche im allgemeinen bezweifle. Er findet dies „gar nicht hübsch" und deutet es so, als ob ich ihn mit „wissenschaftlichen Betrügern und unordentlichen Kerls" zusammenwerfen würde. Dieses beweist eben wiederum seine Unfähigkeit, die Dinge objektiv und logisch zu betrachten. Ich erkläre ausdrücklich, dass ich nie einen Augenblick die absolute bona fides des Herrn Bethe bezweifelt habe. Ich bin von derselben unbedingt überzeugt und glaube nicht, dass außer ihm irgend ein Leser meiner Aufsätze diesen Vorwurf herausgelesen hat.

Wer aber mit einer vorgefassten Meinung und von einem allgemeinen theoretischen Standpunkte aus experimentiert, sieht und deutet die Dinge anders als objektiv, ohne es zu merken. Dies ist

eben ein Gesetz der von Herrn Dr. Bethe so sehr verschmähten Psychologie, ein Gesetz, das wir Psychologen und Psychopathologen recht gut kennen und das nach unserer Ansicht seine wissenschaftliche Geltung hat. Man kann auch Menschen relativ berechnen, ohne Wägung und Messung. Unabhängig von einander sind drei Forscher, deren Objektivität auf Grund langjähriger biologischer Beobachtungen als feststehend betrachtet werden darf, zu den gleichen Ergebnissen bei der Kontrolle der Bethe'schen Experimente gelangt. Alle drei haben ihm Schritt für Schritt seine Irrtümer in Beobachtung und Deutung nachgewiesen. Darin liegt doch gewiss eine objektive Grundlage zur Beurteilung der Art, wie Herr Bethe arbeitet. Da außerdem Herr Bethe auf Wasmann's Einwendungen hin einsichtslos blieb, war ich berechtigt, daraus den von ihm gerügten, übrigens vorsichtig ausgedrückten Schluss auf den psychologischen Leitfaden seiner anderen Arbeiten zu ziehen. Freilich kann er dieses nicht anerkennen, da er die Berechtigung einer wissenschaftlichen Psychologie überhaupt leugnet. Ich betone hier ausdrücklich, dass es sich nicht um Metaphysik und nicht um Philosophie im engeren Sinne, sondern um die Psychologie handelt, deren Gesetze durch Beobachtung und Erfahrung, ähnlich wie bei anderen Beobachtungswissenschaften ermittelt werden können. Auf die Beweise, die ich hierfür in meinen von Bethe citierten „Sensations des Insectes" und in meinen „psychologischen Fähigkeiten der Ameisen" (München 1901, Verlag von Ernst Reinhardt) gegeben habe, komme ich hier nicht zurück.

Herr Bethe fordert mich auf, eine einzige Beobachtung von ihm zu nennen, die nicht richtig sei; ich kann ihm gleich kurz mit drei solchen aufwarten:

a) Er hat behauptet, dass Bienen, die von einem Punkte aus, aus einer Schachtel fliegen gelassen werden, stets ganz genau oder mit Fehlern von kaum mehr als einigen dm auf die gleiche Stelle der Luft zurückfliegen, wo man sie los ließ. von Buttel hat ihm klar durch Kontrollexperimente nachgewiesen, dass dieses irrtümlich ist.

b) Bethe hat behauptet, dass, wenn er Ameisen in einem Alkoholwasserbad bade und dann in einer aus zerquetschten Ameisen fremder Art bereiteten Brühe wieder bade, sie von ihren Gefährtinnen feindlich angegriffen, von der fremden Art dagegen geduldet werden. Wasmann, dessen außerordentliche Beobachtungsgabe, Ameisenkenntnis und Zuverlässigkeit niemand bezweifeln kann, hat dieses Experiment mehrfach wiederholt, und das Resultat war ein ganz anderes. Trotz des Bades wurden die Ameisen von der fremden Art angegriffen, gebissen und getötet. Höchstens fand ganz im Anfang eine kurze Ignorierung statt. Bethe's Beobachtung ist somit mindestens außerordentlich wenig exakt, denn die Kontroll-

experimente Wasmann's waren zahlreich und durchaus überzeugend.

c) In seiner Arbeit „Dürfen wir den Ameisen und Bienen etc.", Seite 81, erklärt Bethe: „Die Bienenstraßen gehen mit geringen Schwankungen immer vom Stock nach derselben Himmelsrichtung. Dies ist fast immer Osten, Süd-Osten oder Süden." Dies ist vollständig falsch. Das habe ich, wie auch von Buttel, Bethe nachgewiesen. Es giebt keine „Bienenstraßen". Die Bienen fliegen einfach dorthin, wo sie Futter finden, ob Norden, Süden, Osten oder Westen. Ich habe es selbst zur Genüge beobachtet und freue mich, darin in voller Uebereinstimmung mit einem Bienenforscher wie von Buttel zu stehen. Da gewöhnlich die Stöcke nach Süden oder Osten gestellt werden, fällt diese Richtung beim Ausfluge mehr auf.

Bethe hat mich herausgefordert, ihm nur eine unrichtige Beobachtung nachzuweisen; ich habe ihm gleich mit drei leicht darzustellenden gedient; wer mehr will, braucht nur die Arbeiten von von Buttel-Reepen, Wasmann und mir zu studieren.

Auf den Missbrauch, den Bethe mit dem Wort „exakt" treibt, mich weiter einzulassen, halte ich für überflüssig; ich habe mich genügend in den erwähnten Arbeiten darüber geäußert. Bethe überschätzt die Exaktheit der Physiologie in geradezu lächerlicher Weise. Selbst viel exaktere Wissenschaften, z. B. die Chemie, verschmähen es nicht, psychologische Qualitäten für ihre Experimente mit zu benutzen. z. B. Farben- und Geruchsqualitäten. Das, was Bethe „objektiv" nennt, ist so voll Subjektivismus, dass jeder denkende Mensch es auf Schritt und Tritt merkt. Man sollte ihm nicht noch einmal sagen müssen, dass das, was wir objektiv zu nennen pflegen, nur auf dem Resultat der Vergleichung der subjektiven Wahrnehmungen verschiedener Sinne beruht.

Auf die Polarisation der Ameisenspur lasse ich mich nicht noch einmal ein; was Bethe anführt, ist nach meiner Ansicht unstichhaltig; ich verweise auf meine mehrfach erwähnten Arbeiten.

Bethe vergisst übrigens, dass die Ameisen, auf beiden Seiten des Steines (S. 197 seiner Antwort), durch die topochemische Spur ihre Richtung erkennen. Ferner habe ich nie behauptet, dass die *Lasius*-Arten der Spur einer Gefährtin nicht folgen können, habe vielmehr lange vor ihm betont, dass sie es können. Dagegen können dies die *Formica*-Arten nicht.

Und nun genug der Polemik. Ich mache darüber punctum finale, möge Bethe noch schreiben, was er wolle. Die weitere Forschung wird entscheiden. Was von uns in beiden Lagern Gedrucktes vorliegt, genügt nach meiner Ansicht vollständig, um einen urteilsfähigen Forscher über den Gegenstand zu orientieren. [79]

Chigny près Morges, 14. Juni 1902. **Dr. A. Forel.**

Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden.

Von Dr. H. von Buttel-Reepen (Berlin).

Einleitung.

Den nachfolgenden Ausführungen liegt in den Grundzügen ein auf dem Zoologen-Kongress in Gießen (1902) gehaltener Vortrag zu Grunde. Der Stoff wurde wesentlich vermehrt und im besonderen auch die so überaus interessanten Lebensgewohnheiten der einsamen Sammelbienen und der Hummeln, sowie der tropischen stachellosen Bienen (Meliponen und Trigonen) u. s. w. nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse einer mehr ausführlichen Schilderung unterzogen, ohne dabei auf alle Einzelheiten einzugehen. Einige wenige Wiederholungen erschienen zur leichteren Klarstellung der Verhältnisse zweckdienlich.

Unsere Kenntnisse über die Entwickelung der Koloniebildung von den solitären Bienen bis hinauf zur *Apis mellifica* L. sind leider noch recht lückenhafte und sie werden niemals vollständige werden, da viele Zwischenglieder ausgestorben sind. Wir sind daher mehrfach auf Hypothesen angewiesen. Das wirkliche Thatsachenmaterial ist ein dürftiges, so dass es fast zu gewagt erscheint, auf Grund der spärlichen sicheren Angaben einen Ausbau zu wagen. Vielleicht vermag aber dieses Wagnis uns dennoch einen näheren Einblick, eine vielleicht richtigere Erkenntnis der sozialen Vorgänge und demgemäß der Entwickelung der sozialen Instinkte bei den *Apidae* zu gewähren. Es erscheint ferner angezeigt, einmal ein festes Gerüst zu erbauen, damit weiterer Forschung Gelegenheit geboten ist, die nötigen Verbesserungen anzubringen.

Bezüglich der Behandlung der sozialen Instinkte möchte ich erwähnen, dass meines Erachtens ein gut Teil der Aufgaben der modernen Tierpsychologie schon lediglich darin besteht, die alten, oft sehr fest gewurzelten, anthropomorphistischen Uebertragungen auszumerzen. Der alten Tierpsychologie wäre es z. B. nicht schwer gefallen, die verwickelten Verhältnisse, die verborgenen Triebfedern im Staate der Bienen zu erläutern. Die Erklärung ist ihr in der That auch leicht gewesen, sie übertrug einfach die menschlichen Verhältnisse in diese Insektenkolonie und sah in der Königin die Beherrscherin, die Regentin, und in den Arbeiterinnen die getreuen Unterthanen. Wie oft wies sie auf diese „verständigen Tierchen" hin, auf diesen idealen Staat, wo ein Wille das Ganze regiere, auf die Vasallentreue, auf die ideale Verkörperung der monarchischen Idee u. s. w. Dieser supponierte Autokratismus ist nun thatsäch-

lich im Bienenstaate nicht vorhanden, wir haben, wenn wir nun einmal eine anthropomorphistische Bezeichnung verwenden wollen, vielmehr einen „Kommunismus“ vor uns[1]). Aber schon Espinas hat auf „die Gefährlichkeit der Vermengung der von der niederen Tierwelt gebotenen Erscheinungen mit denen der menschlichen Gesellschaft“ hingewiesen, „weil die Beweggründe, welche beide bestimmen, durch eine so tiefe Kluft getrennt sind, dass die Thatsachen nicht einmal dann gleicher Natur sind, wenn sie dem äußeren Anschein nach gleich sind. Um so mehr hat man sich zu hüten, so unähnliche Erscheinungen unter einer Bezeichnung zusammenzufassen. Die Verwirrung der Ausdrücke zieht in solchen Fällen eine dauernde Verwirrung der Vorstellungen nach sich“. Trotz dieser Erkenntnis hat Espinas sich nicht aus der festeingewurzelten Vermenschlichung der Tierwelt zu befreien vermocht und seine vergleichend psychologischen Untersuchungen der tierischen Gesellschaften (Uebersetzt von Schloesser, Braunschweig 1879) werden bei den modernen Tierpsychologen vielem Widerspruch begegnen. Ueber die Berechtigung einer vergleichenden Tierpsychologie brauche ich — trotz Bethe, Loeb etc. — mich hier nicht weiter zu verbreiten, ich verweise nur auf die Namen Darwin, Haeckel, Wasmann, Forel, Wundt, Romanes u. s. w.[2]).

Allen tierpsychologischen Erörterungen wird stets das subjektiv Menschliche ankleben, da wir der Analogieschlüsse nicht entraten können, aber da Anatomie, Morphologie und physiologische Experimente uns den Beweis liefern, dass — um hier bei den Bienen zu bleiben — die Organisation dieser Insekten in jeder Weise sehr tief unter der menschlichen Organisation steht, so dürfen wir zur Erklärung selbst anscheinend hochstehender Handlungen, vorerst nur einfache oder komplizierte Reflexe (Instinkte)[3]) heranziehen, sowie etwaige Modifikationen der Instinkte, die vollkommen ohne jede Bewusstseinsqualitäten verlaufen können[4]). Wir müssen also

1) Ziegler, H. E., Die Naturwissenschaft und die sozialdemokratische Theorie, Stuttgart 1894. S. a. Bregenzer, Tierisches Sittlichkeits- und Rechtsgefühl. Leipzig 1901. Forel, Die Ameise, Zukunft, Nr. 27, 1898.

2) S. auch A. Forel, Die Berechtigung der vergleichenden Psychologie und ihre Objekte. Journ. f. Psychol. u. Neurol., 1. Bd., 1902.

3) Ziegler, H. E., Ueber den Begriff des Instinktes. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellschaft 1892; ders. Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie, Jena 1902 (klare übersichtliche Schrift); auch Weismann definiert in derselben Weise (Vorträge über Descendenztheorie, 2. Bd., p. 80, Jena 1902).

4) Der Instinkt beruht wie der Reflex auf angeborenen Fähigkeiten; der Ablauf der Vorgänge wird durch die ererbten Triebe bestimmt. Bei der *Apis mellifica* finden wir, wie ich glaube nachgewiesen zu haben, neben den Instinkten ein plastisches Vermögen, welches sich dadurch dokumentiert, dass im individuellen Leben Erfahrungen gemacht werden können infolge von Gedächtnis-, Lern- und Associationsprozessen (s. v. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Centralbl., 20. Bd., N. 4—9, 1900; auch im Buchhandel in erweiterter und

versuchen, die biologischen Vorgänge auf einfachste Art einer Deutung nahe zu führen. Dieses Bestreben, die allzugroße Vermenschlichung aus der Tierpsychologie zu verbannen, hat nun nach der anderen Seite hin über das Ziel hinausschießen lassen und speziell für die Insekten, die Annahme gezeitigt, dass wir selbst in den höchststehenden Formen — den Ameisen und Bienen — nur Reflexautomaten zu erblicken hätten, denen kein Modifikationsvermögen ihrer Instinkte zukäme. Diese Tiere sollen nicht die Fähigkeit haben, enbiontische Associationen bilden zu können[1]), sie sollen also keine Erfahrungen sammeln und demnach kein Lernvermögen besitzen. Eine „unbekannte Kraft" (Bethe)[2]) soll — um wiederum nur die Bienen heranzuziehen — den Heimflug regulieren u. s. w. Ich gehe hier nicht weiter darauf ein, da ich in der vorhin angezogenen Arbeit genügend nachgewiesen zu haben glaube, dass nur eine mangelhafte Kenntnis der Bienenbiologie zu einer solchen überphysiologischen Schlussfolgerung gelangen konnte. Ueberdies sind die für eine „unbekannte Kraft" vorgebrachten Beweise so überaus unzulängliche und sich widersprechende, dass wir bei unseren späteren Betrachtungen derartige vage Hypothesen auszuschließen haben.

Zusatz. Neuerdings hat Bethe seine „unbekannte Kraft" verteidigt[3]). Auf meine rein sachlich gehaltene Arbeit[4]) antwortet Bethe in einer so persönlichen, hin und wieder sogar ausfallenden Weise, dass diese in der Wissenschaft ungebräuchliche Schreibart mich schon einer Antwort entheben dürfte. Nach psychologischem Gesetz ist bei einer so persönlichen Auffassung der Dinge eine objektive, nüchterne, unbefangene Beurteilung der einschlägigen Verhältnisse kaum mehr möglich. Wenn ich hier auf einige wenige Punkte eingehe, so geschieht es lediglich der Sache zu Liebe, damit die positiven mit Sicherheit dargebotenen Urteile

---

mit alphabetischem Register versehener Ausgabe, Leipzig 1900). Den Erklärungen des Instinktbegriffes verschiedener Tierpsychologen z. B. von Wundt (Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele, Leipzig 1863, zweite gänzlich umgearbeitete Auflage 1892), ferner Schneider (Der tierische Wille, Leipzig 1880) u. s. w. u. s. w. vermag ich mich nicht anzuschließen, da entweder die Vererbung von Gewohnheiten oder Bewusstseinsprozesse etc. zur Definition herangezogen werden. Auch die Wasmann'sche Instinkterklärung (Instinkt und Intelligenz im Tierreich, 2. Auflage, Freiburg i. Br. 1899), welche die „willkürlichen Thätigkeiten" in den Instinkt einbezieht, vermag ich nicht zu acceptieren. Bei dieser Erweiterung des Instinktbegriffes verlieren wir den präzisen gegensätzlichen Standpunkt zwischen ererbten und im individuellen Leben erworbenen Fähigkeiten, vergl. a. Edinger, Hirnanatomie und Psychologie. Berl. klin. Wochenschr. Berl. 1900.

1) Ziegler, H. E., Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie, Biol. Centralblatt, Bd. 20, Nr. 1, 1900.

2) Bethe, Albrecht, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 70 (auch im Buchhandel, Verlag Emil Strauss, Bonn), 1898.

3) Bethe, Albrecht, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen. Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und von Forel. Biol. Centralbl., Bd. 22, Nr. 7 u. 8.

4) Sind die Bienen Reflexmaschinen? l. c.

Bethe's, nicht neue Irrtümer hervorrufen. Bethe muss selbst zugeben, weder ein „alter Bienenbeobachter“ noch auch „ein guter Kenner der Litteratur“ zu sein. Er ist auch kein alter Ameisenbeobachter. Seine Gegner sind aber seit vielen Jahren Spezialisten auf den in Frage stehenden Gebieten[1]). Aber Bethe bringt dafür, wie er behauptet, oder nach seinen eigenen Worten, wie er sich „schmeichelt“, andere Qualitäten mit, „die den meisten früheren Autoren fehlten“, auch fehlt nach Bethe „den meisten die Unbefangenheit, das vorurteilslose methodische Vorgehen. Fast alle stecken bis über die Ohren in Vorurteilen und nehmen leichtfertige Erklärungen als Beweise hin“ (sic). Sehen wir uns einmal die neuen Bethe'schen Qualitäten näher an.

In einem Experiment, das nach ausdrücklicher Versicherung auf „genauer Beobachtung“ beruhen soll, kommt Bethe zu wunderbaren Ermittelungen. Der Höhepunkt ist die widersinnige Angabe, die beobachteten Bienen seien 5—6 Stunden auf dem Ausfluge fortgeblieben. Obgleich mir auch aus diesem Experiment die vollkommene Unkenntnis Bethe's über die Natur der Biene klar zu Tage trat, habe ich damals in meiner Kritik nichts dergleichen geäußert[2]); jetzt, wo es klar wird, dass hier gar keine dauernde, also keine genaue Beobachtung vorliegt[3]), wird man es wohl für angebracht halten, wenn ich eine schärfere Kritik anlege. Bethe wirft seinen Gegnern schlankweg Leichtfertigkeit und noch vieles andere vor. Wie hat man eine solche „genaue Beobachtung“ zu bezeichnen? Es scheint mir, dass die Bienenkenner und Ameisenforscher doch sorgfältiger beobachten als gewisse „exakte „Physiologen. Den etwaigen Einwand, es käme bei diesem Experiment nicht auf andauernde Beobachtung an, muss ich zum voraus als unrichtig abweisen. Ohne andauernde Beobachtung durften aus diesem Experiment ernsthafter Weise überhaupt keine für die vorliegenden Fragen in Betracht kommenden Schlüsse gezogen werden.

Bethe hat früher behauptet, die unbekannte Kraft müsse als ungefähr 3 km weit wirkend angenommen werden. In seiner Erwiderung liefert er selbst den Be-

---

1) Zu diesen Spezialisten und Gegnern Bethe's gehört auch unser hervorragendster Kenner der solitären Apiden H. Friese, wie auch aus seinen sehr interessanten „Beiträgen zur Biologie der solitären Blumenwespen (*Apidae*), Zool. Jahrb., 5. Bd., 1891, hervorgeht. Ferner ist hier zu nennen Professor Bouvier. In seiner ausgezeichneten Monographie „Les Habitudes des Bembex“, Paris 1901, Extrait de l'Année Psychologique 1900, p. 55, beschreibt Bouvier Experimente nach dieser Richtung. Er kommt zu dem Schlusse: „Au lieu de l'hypothèse du sentiment topographique (Richtungssinn), il me paraît plus simple et plus raisonnable d'admettre que l'insecte est merveilleusement servi, dans ses voyages, par la vue et par le souvenir, qu'il a une mémoire topographique (Ortsgedächtnis) excellente . . .“ Desgleichen wäre hier anzuführen George W. Peckham, Wisconsin. Dieser bedeutende Wespenforscher Amerikas veröffentlichte im Jahre 1898 ein umfangreiches Werk: „On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps, Wisconsin Geological and Natural History Survey, Bull. 2. Sehr richtig, sagt Schönichen (Ueber Tier- und Menschenseele, Stuttgart 1900; auch Zeitschr. f. Naturw., Bd. 73), wie auch v. Hanstein (Naturw. Rundsch. Nr. 32, 1900), dass dieses Werk auf jeder Seite Beweise gegen die „unbekannte Kraft“ bietet. Ein Gleiches gilt von einer früheren Arbeit der Peckham's: „Some observations on the special Senses of Wasps“, Proceed. of the Nat. Hist. Soc. of Wisc. 1887. Man vergleiche ferner das Kapitel: „On the supposed Sense of Direction“ in dem bekannten Werke Lubbocks: „On the Senses, Instincts, and Intelligence of Animals, 3. Auflage, London 1891 u. s. w. u. s. w.

2) S. d. Bien. Refl. l. c; Biol. Centralbl., p. 218, Buchhandelausgabe, p. 57.

3) Während aus der früheren Schilderung unbedingt geschlossen werden musste, dass Bethe den Stock fortgesetzt ohne Unterbrechung beobachtet hatte, gesteht er jetzt, dass er nur „fast dauernd vor dem Stock stand“ (p. 213).

weis, dass Bienen, die von der See los gelassen wurden, schon bei 1700—2000 m Entfernung nicht mehr zum Heim zurückfinden. Nun argumentiert Bethe so: Das ist beileibe kein Gegenbeweis. Ja, wenn ich unter der unbekannten Kraft das verstünde, was meine Gegner mir „unterschieben“, aber das verstehe ich gar nicht darunter, was ich aber darunter verstehe, das sage ich nicht, „ich werde mich hüten, die Gedanken, die ich mir über sie (die unbekannte Kraft) gemacht habe, zu publizieren, weil sie zu viel Aergernis erregen würden“ (sic)!! Ist solches Versteckenspielen überhaupt noch wissenschaftlich ernst zu nehmen?! Bethe verwirft die positiven, durch zahlreiche Experimente und durch langjährige Erfahrung gestützten Ansichten seiner Gegner, wagt aber selbst nicht einmal seine eigene Ansicht auszusprechen!![1]).

Sehr bezeichnend für die verschiedenen Verwandlungen, die Bethe binnen verhältnismäßig kurzer Zeit durchgemacht hat, ist auch die neue Angabe, dass jetzt die unbekannte Kraft „schwerlich vom Ort des Auffluges oder wenigstens nicht von ihm allein ausgeht“. Früher wirkte sie anders[2]). Jetzt heißt es: „Es spricht vielerlei dafür, dass sie (die unbekannte Kraft resp. ihre Wirkung) von den Bienen auf ihrem Wege zurückgelassen wird, ähnlich wie die chemische Spur der Ameisen auf dem Boden. Im Augenblick wenigstens scheint mir dies das Wahrscheinlichste“ (p. 210). Soll diese Erklärung auch ernst genommen werden? Man bedenke, die Biene soll bei ihrem Fluge durch die Luft eine Spur (deren Wesen völlig unbekannt ist) zurücklassen, und diese Spur soll in der bewegten Luft örtlich erhalten bleiben und noch nach Wochen wirksam sein!! Und auf Grund dieser „Augenblicks“-Verlegenheitsidee werden dann meine Experimente widerlegt. „Die v. B.'schen Experimente beweisen demnach nichts“ (p. 211).

Man wird mir zugestehen, dass es vieler Liebe zur Sache bedarf, um solche Sophismen überhaupt einer Betrachtung zu würdigen.

Und wo ist das Ende der Wirkung dieser Kraft? Wenn sie auch von den Bienen selbst ausgeht, müsste sie wirken, soweit die Biene fliegen kann, was nicht der Fall ist. Dann hat Bethe selbst früher den Beweis geliefert, dass bei bestimmten Experimenten einige Bienen nicht zur Ausflugsstelle (Schachtel) zurückkehren, somit auch die nach allerneuester Idee „in der Luft zurückgelassene Spur“ ignorieren, während andere Bienen die Schachtel wieder aufsuchen. Ferner hat Bethe mehrfach beobachtet, dass die Bienen beim ersten Ausflug in anderer Richtung und in anderer Weise abfliegen als wiederkommen. So sollen sie in Spiralen abfliegen und aus anderer Himmelsrichtung „in gerader Linie“ zurückkehren. Welchen Zweck hat da die „in der Luft zurückgelassene Spur“!! Hier scheint mir irgendwo Konfusion zu herrschen, denn die — kurz gesagt — Aufflugortskraft und die Unterwegskraft, beide versagen zur Erklärung der Erscheinungen logischer Weise vollkommen.

Um zu beweisen, dass die Bienen sich nicht durch ihre Augen orientieren, hat Bethe bei Portici am Fuße des Vesuvs, Bienen 500 m weit aufs Meer hinausgenommen. Diese Bienen entstammten einem Bienenstande, „der 1200—1500 m

---

1) Im Begriffe, diese Arbeit abzusenden (15. September) kommt mir die neueste Nummer des Biolog. Centralblattes (Nr. 18 v. 15. Sept. 1902) mit der Entgegnung Wasmann's: „Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie“ zu Händen, in der auch diese eben berührte Auslassung Bethe's herangezogen ist. Ich kann jetzt keine Durcharbeitung meiner vorliegenden Erwiderung mehr vornehmen, aber ich glaube, es dürfte auch nicht schaden, wenn einige Bethe'sche Auslassungen doppelt widerlegt werden. Im Ganzen führt Wasmann auch Aeußerungen Bethe's ad absurdum, die ich gar nicht berührt habe.

2) „Die Bienen folgen einer Kraft, welche ganz unbekannt ist und welche sie zwingt, an die Stelle im Raum zurückzukehren, von der sie fortgeflogen sind. Diese Stelle im Raum ist gewöhnlich der Bienenstock, sie muss es aber nicht notwendigerweise sein“. Bethe l. c., p. 82.

vom Meere entfernt am Fuße des Vesuvs liegt" und der „in seiner Lage auf 5—6 km deutlich erkennbar ist durch eine Anzahl mächtiger und isoliert stehender Pinien". Keine der mit Zinnober gezeichneten Bienen fand zurück. Herr Dr. Bethe ruft nun aus: „Natürlich, die See ist ihnen unbekannt! werden meine Gegner sagen. Und das mächtige Lokalzeichen des Vesuvs und die weithin sichtbaren Pinien, warum steuerten nicht die Bienen auf sie zu?" (sic.). Merkwürdigerweise haben aber Zoologen und Physiologen herausgefunden, dass die Hymenopteren noch schlechter sehen als z. B. die Libelluliden oder die Rhopaloceren, und dass speziell für die Honigbiene vielleicht ca. 30—40 Fuß (höchstens) für einigermaßen relativ scharfes Sehen sich bewegender größerer Körper in Frage zu ziehen ist. Für ruhende Körper dürfte nur eine Entfernung von wenigen Metern in Betracht kommen. Selbst wenn wir nun annehmen, daß bei den relativ langen Rhabdomen eine Einstellung auf „unendlich" stattfinden könnte, halte ich es für vollkommen ausgeschlossen, bei dem nachweislich sehr undeutlichen Sehen mittels der Facettenaugen, dass 2 km entfernte Bäume noch zur Ortsorientierung in Betracht gezogen werden dürfen und gleichfalls nicht der dahinter liegende Vesuv. Wenn ein Physiologe diese Forderung im Ernst stellt, so werden mir andere Physiologen zugeben, dass hiermit einfach ein Salto mortale in das Centrum des Anthropomorphismus gemacht wird.

Aus der Fülle des leicht zu Widerlegenden nur noch eine charakteristische Kleinigkeit. Bethe schreibt (p. 213): „Es wird wohl auch kein Physiologe v. Buttel glauben, wenn er von den kümmerlichen Stemmata meint, sie dienten „anscheinend zum Sehen in der Nähe". Weshalb, will ich nicht weiter auseinandersetzen, denn ich sehe mich nicht genötigt, die Elemente der Physiologie hier abzuhandeln, auf die ich so wie so schon zu sehr eingegangen bin." — Glückliches Selbstbewußtsein! — Leider ist aber kein Geringerer als Johannes Müller in seiner vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes" zu der Ansicht gekommen, daß die Stemmata zum Sehen der ganz in der Nähe befindlichen Objekte dienen dürften. Schade, das Johannes Müller von Herrn Bethe nicht mehr in den Elementen der Physiologie unterrichtet werden kann.

Für die erwähnte Funktion der Stemmata sprechen biologische Beobachtungen und Experimente. Exstirpiert oder lackiert man die Stemmata, wie es bereits Dugès[1]) und Marcel de Serres[2]) gethan und wie es Forel[3]) mit gleichen Resultaten wiederholte, so sieht man z. B. bei Hummeln und Wespen etc. nicht die geringste Beeinträchtigung des Fluges. Bei der Ameisengattung *Eciton* giebt es sehende und blinde-Arten. Die ersteren haben aber die Stirnaugen und die Facettenaugen verloren und besitzen an Stelle der letzteren nur noch zwei „Stemmata" (Forel). Da es nach den Lebensgewohnheiten sehr unwahrscheinlich ist, dass diese Gattung *Eciton*, bei der anscheinend die Tendenz zur vollkommenen Verkümmerung der Augen vorwaltet, ihre Stemmata — also ihr einziges Sehorgan — zum Sehen in die Ferne benutzt, im Gegenteil alles dafür spricht, dass für diese Tiere nur stets die jeweilige allernächste Umgebung biologischen Wert hat, so glaube ich auch hieraus mit gewissem Recht annehmen zu dürfen, dass die Stemmata „anscheinend zum Sehen in der Nähe" dienen. Dieser sehr vorsichtigen Fassung wird auch der besonnene Physiologe zustimmen können, der auf Grund des Augenbaues eine andere Funktion erwartet, denn über die eigentliche Funktion der Stemmata oder auch einfacettiger Augen hat uns die Physiologie bisher keine bestimmte Auskunft geben können und wir sind daher auf die biologischen Beobachtungen

---

1) Dugès, Ant., Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux, Montpellier et Paris 1838, p. 322, 1. Bd.

2) Marcel de Serres, Mémoire sur les yeux composés et les yeux lisses des insectes, Montpellier 1813; übersetzt von Dr. Dieffenbach, Berlin 1826.

3) Forel, A., Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes, Rivista di Scienze Biologiche, Como 1900—1901.

angewiesen. Nur Herr Bethe weiß es anders, und zwar schon aus den „Elementen der Physiologie".

Auch der Physiologe Professor Nagel ist der Ansicht: „dass die Stemmata am ehesten noch dem Sehen in der Nähe dienen (vielleicht weniger dem distinkten Sehen der Formen und Einzelheiten an den Objekten, als vielmehr dem Sehen der Bewegung an nahen Objekten, die zu diesem Zwecke nur ganz im Groben abgebildet zu sein brauchen)." Diese ausführlichere Angabe entspricht vollkommen meiner Ansicht, die sich mir aus der Summe der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen ergab. — Die Facettenaugen versagen in der Dämmerung und bei Nebel auffällig schnell, wie ich in der früheren Arbeit über die Bienen näher ausführte, sie werden daher auch schwerlich irgendwelche Dienste im dunklen Innern der Nester, Erdhöhlen, Bienenstöcke etc. leisten können und dürften, wie auch Forel betont, die Stirnaugen hier wahrscheinlich von Nutzen sein; auch ist zu vermuten, dass genäherte Bewegungen („mouvements rapprochés") durch die Ocellen percipiert werden. Bezeichnenderweise besitzen die Tagschmetterlinge keine Ocellen, wir finden sie dagegen bei den Nachtschmetterlingen.

Nun könnte Bethe noch einwenden, eine Sehfunktion mittels der Stemmata sei vollkommen ausgeschlossen oder käme so gut wie gar nicht in Betracht. Beweise giebt uns die Physiologie hierfür auch nicht, es würde sich auch hier nur um eine unbewiesene Meinung handeln. Aber wir kommen auch hiermit nicht durch. Abgesehen von sehr gewichtigen allgemeinen Erwägungen (vgl. Hesse, Z. wiss. Zool. 1901), liefert uns wiederum die Ameisengattung *Eciton* mit größter Wahrscheinlichkeit den Beweis, dass mit den Ocellen auch ein Sehvermögen verknüpft ist, denn die mit Ocellen versehene Art geht ihrer Jagd im Hellen nach, während die blinde nur im Dunkeln jagd resp. in bedeckten Gängen, die sie mit fabelhafter Schnelligkeit baut. Ich verweise auch auf Smalian, Altes und Neues aus dem Leben der Ameisen, Zeitschr. f. Naturw., Bd. 67, 1894. Es heißt dort: „Die Summe der einschlägigen Thatsachen scheint die Meinung am annehmbarsten zu machen, dass die Nebenaugen dem Sehen im Dunkeln und aus der Nähe dienen." Ferner Lubbock, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, Leipzig, Intern. wiss. Bibliothek, 67 Bd., 1889; A. Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, München 1901; H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. Auch Fleischmann, einer der Zoologen, die sich seit langen Jahren eingehend mit der Biologie und Anatomie der Honigbiene beschäftigt haben, ist der Ansicht, dass die Ocellen „zum Sehen in der allernächsten Nähe dienen" (s. in Lotter, Katechismus der Bienenzucht, 6. Aufl., 1903).

Folgender Versuch Schönfeld's scheint sogar eine auffällig starke Beteiligung der Ocellen beim Percipieren von Licht zu verraten. Ich citiere nach Kolbe (l. c.): „Bekanntlich fliegt eine in das Zimmer genommene Biene gleich auf das Fenster zu und folgt diesem Lichtdrange auch, wenn ihre Seitenaugen mit Lack überzogen und für die Lichtstrahlen unzugänglich gemacht werden. Sie bleibt aber ruhig sitzen, wenn auch die Stirnaugen in derselben Weise behandelt werden. Wird sie mit allein überklebten Stirnaugen aufgescheucht, so fliegt sie gegen die Decke auf, stößt aber überall an (Bienen-Zeitung, 1865, 21, S. 88)."

Ich muss gestehen, dass dieser Schönfeld'sche Versuch mich längere Zeit zweifeln ließ, ob den Ocellen nicht doch eine wesentlich größere Rolle bei der Lichtperception zuzusprechen sei, als ich ihnen auf Grund meiner Erfahrungen und unter Berücksichtigung der sonst bekannten Thatsachen zuschreiben konnte. Es drängte sich mir schließlich die Ueberzeugung auf, dass hier ein Irrtum des Beobachters vorwalten müsse, und ich beschloss, den Versuch nachzumachen. Er verlief genau, wie ich es erwartet hatte. Unter gütiger Assistenz des Herrn Dr. Leonhardt (Vorsitzender des Imkervereins Jena) und der beiden bekannten Entomologen Friese, Jena, und Morice, Woking (England), stellte ich fest, dass Bienen, deren Ocellen mit schwarzem Lack überstrichen waren, nach wie vor auf Licht reagierten und dem breiten sonnenbeschienenen Fenster (Mittags 12—1 Uhr) aus

einer Entfernung von ca. $1^1/_2$ m trotz entgegengestellter Hindernisse zustrebten. Wurden die Seitenaugen lackiert und die Stirnaugen freigelassen, so fand auf dem Versuchstische ($1^1/_2$ m vom Fenster) keinerlei Reaktion auf Licht statt. Auf die weiteren Resultate gehe ich hier nicht ein.

Während aus dem Schönfeld'schen Experiment geschlossen werden musste, dass die Ocellen die Bienen der Lichtquelle entgegenführen und nicht die Facettenaugen, und die Tiere ohne Ocellen so gut wie blind seien und „überall anstoßen", was aller sonstigen Erfahrung widerspricht, sehen wir umgekehrt bei dem vorstehend geschilderten Experiment, dass den Ocellen diese große Bedeutung nicht zukommt.

Es zeigt sich somit, dass meiner vorsichtigen und zurückhaltenden Aeußerung: „die Ocellen dienen wahrscheinlich zum Sehen in der Nähe," eine Berechtigung zuerkannt werden muss, da Physiologie und Biologie diese Ansicht wesentlich unterstützen und keine einzige Thatsache bekannt ist, die mit Sicherheit dagegen spricht.

Da haben wir in Vorstehendem einen kleinen Ueberblick über die in der That bei „früheren Autoren" wohl kaum schon vorhanden gewesenen „Qualitäten" Bethe's, aber ich glaube, die wissenschaftliche Welt wird trotz Bethe die Erfahrungen von Forschern wie Forel, Wasmann, Friese; Peckham, Lubbock, Romanes u. v. A. zu schätzen wissen, und man wird sich nicht darüber täuschen, dass deren Experimente, sowie die der Zoologen, die sich mit Bienenforschungen beschäftigen, obgleich auch diese nach Bethe „in alten Vorurteilen drinstecken", gerade hinsichtlich der Exaktheit den Vergleich mit den Versuchen Bethe's keineswegs zu scheuen haben.

Die Sache ist hiermit für mich erledigt. Ich gehe auf weiteres nicht ein und verweise nur noch auf die in dieser Nummer befindliche Erwiderung von Professor A. Forel. Die Autoren bitte ich, sich bei näherem Interesse bezüglich der von mir angeführten Experimente an meine erwähnte Arbeit halten zu wollen.

Die phylogenetische Entwickelung.

> „Jede heute sich darbietende Theorie muss darauf gefasst sein, sich bald schon neuen Thatsachen gegenübergestellt zu sehen, welche sie zu einem mehr oder weniger eingreifenden Umbau zwingt. Das darf uns nicht abhalten, unsere Ueberzeugung nach bestem Vermögen auszugestalten und scharf und bestimmt hinzustellen, denn nur bestimmt begrenzte Vorstellungen sind widerlegbar und können, wenn sie irrig sind, verbessert, wenn falsch, verworfen werden; in beiden aber liegt der Fortschritt."
>
> Aug. Weismann.
>
> Vorträge über Descendenztheorie 1902.

Wollen wir versuchen, die phylogenetische Entwickelung der Koloniebildung im Stamme der Bienen klarzulegen, so müssen wir von den Vorfahren, den Grabwespen ausgehen[1]) und einen Weg verfolgen, der uns bis zur *Apis mellifica* hinaufführt. Der schwierige Pfad durch die vielen Arten der solitären Apiden wurde mir durch die freundlichen Hinweise des bekannten Entomologen H. Friese sehr erleichtert, wofür dem geehrten Freunde (wie auch für mancherlei Litteraturangaben) herzlicher Dank abgestattet sei.

---

1) Müller, Hermann, Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen. Verhandl. d. naturh. Ver. preuß. Rheinl. 29. Jahrg., 9. Bd., Bonn 1872.

Stammbaum. Nach dem Stande der heutigen Kenntnisse der Systematiker speziell nach der Auffassung von Friese gebe ich nachstehend zur besseren Uebersicht einen Stammbaum, der die vermutete Entwickelung darstellen soll. Friese legt, und mit vollem Rechte, den Hauptwert auf die Sammelapparate und fixiert nach der Ausbildung dieser die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen untereinander[1]). Der frühere Versuch Langhoffer's[2]), nur die Mundteile zu berücksichtigen, führt in dieser Hinsicht zu unhaltbaren Konsequenzen.

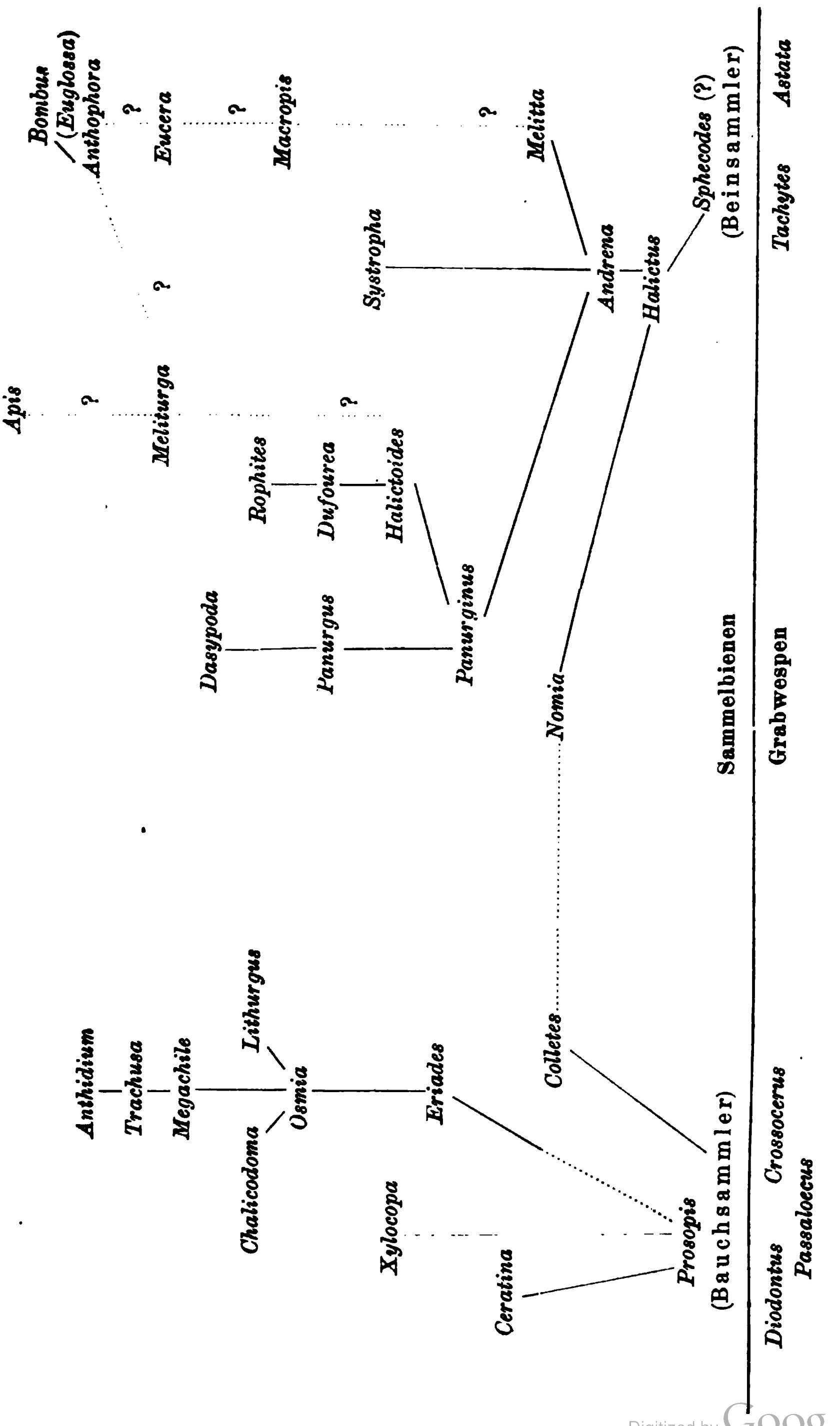
Ist *Sphecodes* ein Schmarotzer? Ob *Sphecodes* mit Recht als unterstes Glied in der Reihe der Beinsammler betrachtet werden darf (siehe Stammbaum), erscheint mir fraglich. Nach den Beobachtungen von P. Marchal, Ferton, Alfken, Breitenbach, Morice, Perez, Sickmann, Sladen (siehe Litteraturverzeichnis) und nach meinen eigenen haben wir es entweder mit einem richtigen Schmarotzer zu thun oder, was mir wahrscheinlicher ist (s. a. Ferton, L'évolution etc.), mit einer Gattung, die im Begriffe steht, sich zu einem parasitären Leben umzugestalten. Unter dieser Annahme würden sich auch die widersprechenden Beobachtungen über die Lebensweise von *Sphecodes* erklären lassen. Während alle oben erwähnten Autoren das Eindringen in fremde Nester beobachteten, konstatierten die französischen Forscher erbitterte Kämpfe von *Sphecodes* mit den Nestinhabern. Andere fanden *Sphecodes*-Arten beim Ausgraben in den Nestern von solitären Bienen (Breitenbach, Sladen) und Alfken sah *Sphecodes* sich in bereits fertig gestellte und zugeschüttete Nestbauten wieder eingraben. Nun pflegt ein echter Parasit nie zu kämpfen. Merkwürdig ist auch, dass aus Zellen von solitären Bienen niemals ein *Sphecodes* herangezüchtet wurde. Friese erwähnt in seinen „Beiträgen zur Biologie der solitären Blumenwespen", dass, wenn auch Zellen und Larven von *Sphecodes* noch nicht bekannt seien, eine schmarotzende Lebensweise wohl kaum in Frage zu kommen scheine. Dieser Forscher neigt mehr der Ansicht zu, dass entweder ein symbiotisches Verhältnis vorwalten möge oder dass wir es mit der eben erwähnten Möglichkeit zu thun haben, nämlich mit einer Art, die sich in einigen Gegenden dem parasitären Leben zuwendet. Diese letztere Ansicht ist ihm aber unwahrscheinlicher.

Hermann Müller (l. c.) behauptet, dass F. Smith beobachtet habe (Catalogue of British Hymenoptera, Part. I, p. 15, 16, London 1855), *Sphecodes* „füttere seine Brut selbständig". Diese Aeußerung

1) Sowie die exotischen Bienen näher bearbeitet sein werden, wird diese Aufstellung eine Veränderung zu erfahren haben.

2) Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren, I. *Apidae*; Biol. Centralbl., Bd. 18, Nr. 16, 1898; Autoreferat.

Stammbaum nach Friese.



ist, wie ich finde, nicht zutreffend. Smith sagt das Folgende: „Im Jahre 1849 entdeckte ich eine gemischte Kolonie von *Halictus abdominalis, Andrena nigroaenea, Halictus morio, Sphecodes subquadratus* und *Sphecodes Geoffroyellus.* Da diese Kolonie sich unweit meines Hauses befand, hatte ich oft Gelegenheit, sie zu beobachten; meine Besuche waren häufig und ich machte genaue Beobachtungen über das Verfahren der Bienen; nichtsdestoweniger konnte ich niemals entdecken, dass *Sphecodes* in die *Halictus*-Nester eindrang. Diejenigen Nestlöcher, in welche die erstere Art hineinging, waren von geringerem Durchmesser als die von *Halictus*, und zwar in der Größe zwischen denen von *Halictus abdominalis* und *Halictus morio* — und zu schmal, um die Weibchen von *abdominalis* hineinzulassen. Diese Vorgänge beobachtete ich zu verschiedenen Malen . . . Als ich die Kolonie an einem trüben Morgen besuchte, sah ich zu meiner Freude die Köpfe der Nestinhaber an den Mündungen der Löcher — die *Halictus*-Arten in ihren eigenen Nestern und *Sphecodes* auch in seinen eigenen. Ziehe ich das Facit der Beobachtungen an dieser Kolonie, so glaube ich noch fester als zuvor, dass *Sphecodes* „is not a parasite“. Seit der Zeit, als diese Beobachtungen gemacht wurden, habe ich zu verschiedenen Malen *Sphecodes* eifrig beim Graben seiner Gänge beschäftigt gefunden, eine Thatsache, welche, so denke ich, die Richtigkeit meiner oben ausgesprochenen Meinung bestätigt“.

Man kann aus dieser Schilderung wohl annehmen, dass *Sphecodes* seine Brut selbständig füttert, aber thatsächlich beobachtet ist es nicht.

Bei den so sehr widersprechenden Angaben über die Lebensweise von *Sphecodes* sind weitere Forschungen daher notwendig.

Erwähnt möge noch werden, dass die große Aehnlichkeit der beiden Arten *Halictus* und *Sphecodes* ebenfalls auf ein Schmarotzertum hinzuweisen scheint. Ueberblicken wir nämlich die Reihe der Schmarotzerbienen, so finden wir auffallende morphologische Uebereinstimmungen zwischen den Schmarotzern und ihren Wirten, so z. B. bei *Stelis* und *Anthidium*, *Psithyrus* und *Bombus*, *Coelioxys* und *Megachile*, *Melecta* und *Anthophora* und es dürfte unter den Bienenforschern wohl niemand bezweifeln, dass sich diese Kuckucksbienen erst phylogenetisch aus den betreffenden, jetzt als Wirte fungierenden Bienenarten entwickelt haben. Auch diese Parallelerscheinung weist anscheinend darauf hin, dass *Sphecodes* ein Schmarotzer ist oder im Begriffe der Umwandlung steht. Männchen von *Halictus* und *Sphecodes* werden regelmäßig verwechselt. Im Zusammenhang mit dieser Frage möchte ich anführen, dass auch bei den Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*) ein typisches Schmarotzertum noch nicht eingetreten zu sein scheint. Nach den Beobachtungen Hoffer's[1]) ist

1) Hoffer, Ed., Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Graz 1889.

noch ein selbständiges Füttern der Brut sehr wahrscheinlich, obgleich die Sammelapparate schon vollkommen zurückgebildet sind. Hier scheint also halb Symbiose und halb Schmarotzertum vorzuwalten. Möglicherweise haben wir Aehnliches bei *Sphecodes*.

Die solitären Bienen.

Hermann Müller hat in seiner „Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen" (l. c.) die Abstammung der Bienen speziell der solitären von den Grabwespen ausführlich begründet. Seine Anschauung gilt auch heute noch im allgemeinen als vollkommen zutreffend. Wir wenden uns daher sofort der

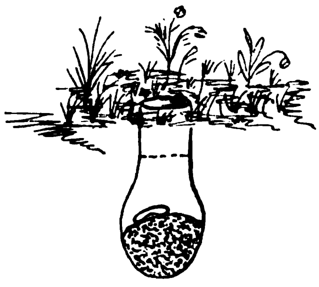
Lebensweise der solitären Bienen zu. Bei diesen einsam Sammelnden hat jedes Weibchen sein eigenes Nest, aber bei manchen Arten stehen die Nester nahe beisammen (Nester-Kolonie). Da sich die Kenntnis der Lebensgewohnheiten dieser Solitären im allgemeinen nur auf einen kleinen Kreis von Entomologen beschränkt, aber viel Interessantes dabei vorhanden ist, gehe ich hier etwas ausführlicher vor.

Als Typus eines sehr einfachen Nestbaues lässt sich der von *Osmia papaveris* Ltr. bezeichnen. Im Juni oder Juli gräbt das ungefähr 11 mm lange Weibchen eine einfache ampullenförmige Höhle (s. Fig. 1) senkrecht in den Sandboden. Wenn diese Zelle fertig gestellt ist, geschieht etwas Wunderbares. Die Wiege wird mit purpurleuchtenden Stoffen ausgekleidet. Aus den roten Blütenblättern des *Papaver rhoeas* (Klatschmohn) schneidet die *Osmia* Streifen heraus und tapeziert die Wände der Zelle damit. Nun wird von *Centaurea cyanus* Blütenstaub und Nectar eingetragen und oben darauf ein Ei gelegt. Die in dem Hals der Zelle befindlichen Teile der Mohnblätter dienen zum Verschluss und über diesen Verschluss trägt das Weibchen Erdkörnchen bis die Oeffnung gefüllt ist, so dass auch das schärfste Auge keine Spur des Nestbaues mehr entdecken kann. Nach wenigen Tagen schlüpft im allgemeinen bei den Osmien die Larve aus der Eihülle aus und nach etwa Monatsfrist, während der sie den mit Nectar durchdrungenen Pollenballen verzehrt hat, spinnt sie sich in einen Kokon ein. Nach weiteren 14 Tagen vollzieht sich die Verpuppung und je nach der Witterung geht entweder die Puppe als solche durch den Winter oder sie entwickelt sich zur Imago[1]). Die Imagines verlassen die Zelle aber nicht vor dem nächsten Frühling, je nach ihrer Erscheinungszeit, die *Osmia cornuta* Ltr. z. B. bereits Ende März, die *Osmia papaveris* erst im Juni u. s. w. Viele Solitäre, z. B. die Mörtel-

1) Bei den meisten anderen Bienenarten geschieht die Ueberwinterung nach Verhoeff u. A. im Zustande der nicht zehrenden Larve. S. a. Herm. Müller, Ein Beitrag zur Lebensgeschichte der *Dasypoda hirtipes*, Verh. d. nat. Ver. d. Rheinl., Jahrg. 41, 5. Folge, 1. Bd., 1884. H. Friese, Beiträge z. Biologie l. c.

biene (*Chalicodoma muraria* F.), bleiben unter Umständen ein ganzes Jahr als Larven liegen und schlüpfen erst im Frühling resp. Sommer des zweiten Jahres aus. Es scheinen hier oftmals nur Witterungsumstände maßgebend zu sein. So fanden Friese und ich in diesem Jahre bei Jena nur Imagines in den erst im letzten Jahre angelegten Nestern der *Chalicodoma*. Der vorjährige warme Herbst hatte augenscheinlich eine schnellere Entwickelung begünstigt. Die Zellen der *Chalicodoma* finden sich an Felswänden dicht beieinander angeklebt und mit einem oft $^1/_2$ cm starken eisenharten Ueberzug versehen, der von der Biene aus feinen durch Speichel verklebten Steinkörnchen hergestellt wird. Das Loslösen eines *Chalicodoma*-Nestes

Fig. 1.



Nest von *Osmia papaveris* Ltr. Unten in der Zelle der Futterbrei aus Blütenstaub und Nectar, darauf ein Ei. Die punktierte Linie zeigt die Grenze des Verschlusses. Schematisch.

Fig. 2.



Nest von *Megachile centuncularis*. Links oben die Rosenblattausschnitte, rechts das Weibchen; unten das mit den Ausschnitten tapezierte Nest.

ist kaum anders möglich als mit Meißel und Hammer. Rätselhaft erscheint es, wie die Larven 20 Monate und länger in ihrem hermetisch geschlossenen Steinverließ ohne Zutritt von Luft zu gedeihen vermögen. Der allerdings sehr herabgestimmte Lebensprozeß dürfte hier nur durch intramoleculare Atmung zu erhalten sein. Und fast noch rätselhafter will es uns bedünken, dass eine kleine Schlupfwespe (*Monodontomerus nitidus*) ihren zarten Legestachel durch die dicke steinerne Zellwand hindurchzutreiben vermag, um die Larven oder Puppen zu infizieren. Diese Zellwand widersteht einer feinen stählernen Nadel vollkommen.

Bei einer anderen Gattung, den Blattschneiderbienen (*Megachilinae*) ist die Gewohnheit des Tapezierens der Zellen bei sämtlichen Arten

verbreitet. Diese verwenden die Blätter der Ulmen, Rosskastanien, Rosen, Birn- und Apfelbäume, Birken, Syringa etc. (s. Fig. 2).

Der biologische Wert dieses Austapezierens ist nicht ganz klar. Solange die Bienen in Sand bauen wird dadurch eine Festigung der Wände erzielt und das Verschütten verhindert, aber viele Arten bauen auch in lehmhaltigem Sande, wo diese Gefahr nicht zu befürchten ist, andere wieder in hohlen Stengeln, Pfosten, Balken und tapezieren doch. Und wieder andere Bienengattungen, welche dieselben Medien für ihre Nester benutzen, tapezieren nicht und gedeihen vortrefflich. Auch die Entstehung dieses Instinktes erscheint bis jetzt völlig unerklärlich, da wir hier Handlungen, die auf Ueberlegung beruhen, auszuschließen haben.

Nielsen[1]) erwähnt folgendes in dem englisch geschriebenen Résumé seiner dänischen Schrift. „Zwei Gruppen dieser Bienen machen besondere Behälter für das Larvenfutter. Bei der einen Gruppe ist die Zelle so kräftig und der Feuchtigkeit widerstehend, dass ein Kokon (dessen Hauptzweck der ist, die Feuchtigkeit abzuhalten) für die Puppe unnötig ist und daher sowohl von den Wirten als auch von den Schmarotzern dieser einen Gruppe nicht mehr verfertigt wird. (*Podalirius*[*Anthophora*], *Colletes*, *Prosopis*). Die zweite Gruppe baut im Gegenteil die Behälter aus vegetabilischem Stoff, welcher, sobald sein Zweck — den Honig vor dem Ausfließem zu bewahren — erfüllt ist, verwelkt und dann keinen Schutz gegen Feuchtigkeit gewährt. In diesem Falle ist ein Kokon für die Puppe notwendig und wird daher von den Wirten und Schmarotzern gesponnen. (*Megachile*, *Anthidium*, *Osmia*).“

Die Angaben über das Kokonspinnen sind, nebenbei erwähnt, zum Teil unrichtig[2]), und auch die Ansicht, dass die Blätterauskleidung den Zweck habe, den Honig vor dem Versickern zu bewahren, vermag ich nicht als eine völlig befriedigende Erklärung anzusehen, da bei vielen der in Frage kommenden Arten nur Pollen, der mit Honig befeuchtet ist, zur Aufstapelung gelangt. Aus diesem konsistenten, knetbaren sogenannten Futterbrei dürfte sich der relativ wenige Honig kaum so schnell wieder aussondern, namentlich nicht in Holzwohnungen. Ob die folgenden Erklärungen aber befriedigender sind, wage ich nicht zu entscheiden.

Sehr wahrscheinlich verhindert die bei den Nestern der *Megachilinae* recht dicke Tapezierung aus verhältnismäßig kräftigen Blättern das Eindringen von Feuchtigkeit. Bei der *Osmia papaveris* ist möglicherweise ein besonderer Schutzdienst durch die toxischen Eigenschaften der Mohnblätter vorhanden und es lässt sich phylo-

1) Nielsen, J. C., Biologiske Studier over danske enlige Bier og deres Snyltere. Vidensk. Medd. fra den naturh. Foren i. Kbhvn. 1902.

2) Friese, H., Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 3. Bd., 1888, p. 858.

genetisch verstehen, dass wenn eine Bienenart sich einmal angewöhnte, eine Nestauskleidung vorzunehmen, diejenige Art, welche sich toxisch wirkender Blätter, in diesem Falle also der Mohnblätter bediente, im Kampfe ums Dasein insofern Vorteile erzielte, als vielleicht Eindringlinge dadurch abgehalten wurden und die Wucherung von Schimmelpilzen unterdrückt oder eingeschränkt wurde. Jedenfalls sehen wir, dass diese Osmien-Art sich ausschließlich auf den Gebrauch der Mohnblütenblätter beschränkt.

Ferton[1]) nimmt an, dass es die Vorliebe für die rote Farbe sei, da andere zur Gruppe der *papaveris* gehörenden Osmien-Arten auch rote Blumen bevorzugen; so benutzt *Osmia cristata* Fonscol die rötlich violetten Blumenblätter von *Malva sylvestris*, die *Osmia lanosa* Perez ebenfalls Mohn und *Osmia Saundersi* Vachal die *Centaurea micrautha*. Ferton meint ferner, dass diese Osmien, weil sie diese Art Blumen beflogen haben, auch sich angewöhnten deren Blumen-Blätter zu benutzen und so auch zur Züchtung roter Blumen beigetragen hätten. Nun befliegt zum mindesten *Osmia papaveris* aber den Mohn nicht, sondern sammelt mit Vorliebe auf der blauen *Centaurea cyanus*. Eine zu dieser Gruppe nicht gehörige *Osmia villosa* Schenk kleidet nach Morawitz[2]) im Salzburgischen ihre Zellen ebenfalls mit roten Mohnblättern aus. Dieselbe Art benutzt aber nach Perez[3]) in den Pyrenaeen die gelben Blätter der *Moconopsis cambrica* und Friese[4]) fand, dass sie im Badischen die Zellen mit den gelben Blütenblättern von *Ranunculus acer* und *Hieracium* austapeziert; dabei wird keine der erwähnten Pflanzen zugleich als Sammelstelle von Nectar oder Pollen benutzt. Es dürfte sehr schwierig sein, diese interessanten Verhältnisse völlig klar zu stellen.

Sehr selten finden sich bei den solitären Bienen Nestbauten, die nur aus einer einzigen Zelle bestehen, wie die von *Osmia papaveris*[5]). Einen Fortschritt in dieser Hinsicht sehen wir bei *Prosopis*, *Ceratina*, *Osmia rubicola* etc., welche hohle *Rubus* (Brombeer)-Stengel etc. zum Nestbau benutzen. Fig. 3 zeigt ein solches schematisch gezeichnetes Nest von *Osmia rubicola* Friese. Die einzelnen Zellen resp. Kokons liegen hintereinander in dem Mark ausgehöhlt und voneinander durch Markstückchen getrennt. Der Schmarotzer (*Cryptus rubicola* Brauns) (s. Fig. 3) verlässt seine Zelle, indem er

1) Ferton, Ch., Sur les moeurs de quelques Hyménoptères de la Provence. Act. d. l. Soc. Linn. d. Bordeaux 1893.

2) Morawitz, F., Beiträge zur Bienenfauna Deutschlands. Wien 1872.

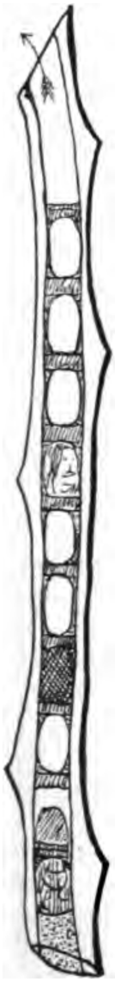
3) Pérez, J., Catalogue des Mellifères du Sud-Ouest. Bordeaux 1890.

4) Friese, H., Osmienstudien II. Entom. Nachr. Nr. 23. Berlin 1893.

5) Nach meinen diesjährigen Beobachtungen, die Friese bestätigen konnte, legt *Osmia papaveris* ihre Zelle auch in abschüssige Abhänge an, was bis jetzt unbekannt war. Der zur Zelle führende Gang wird dadurch wesentlich modifiziert.

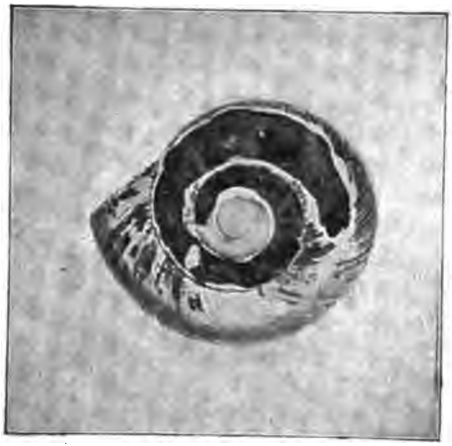
sich seitswärts durchfrißt. Die Osmien gehen dagegen eine nach der anderen in dem hohlen Stengel nach oben hinaus.

Fig. 3*).



Nest von *Osmia rubicola* Friese in einem hohlen Brombeerstengel. Schematisch.

Fig. 4**).



Nest von *Osmia aurulenta* Pz. im Gehäuse von *Helix pomatia* (1/1 nat. Gr.).

Eine andere Osmien-Art „*Osmia aurulenta*“, Pz. wählt als Nistplatz leere Schneckenschalen, z. B. von *Helix nemoralis*, *Helix hortensis*, *Helix pomatia*. Abbildung 4 zeigt die sich durch rundliche Erhebungen abgrenzenden Zellen im Gehäuse der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). „Die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen bestehen aus zerkauten Pflanzenstoffen. Die Oeffnung des Gehäuses wird durch einen flachen Deckel, wie der winterliche Schlussdeckel der Schnecke, aus denselben zerkauten Pflanzenstoffen geschlossen. Dieser Deckel liegt aber in der Regel $^1/_2$ bis 1 cm nach innen und hat zwischen sich und der ersten bewohnten Zelle einen leeren Hohlraum, offenbar um den Legestachel der Schmarotzerwespen fernzuhalten.“

*) Aus: Osmienstudien, von H. Friese in Entom. Nachr. 17. Jahrg., Nr. 17, Berlin 1891.

**) Aus: Ueber Osmiennester von H. Friese in Illustr. Zeitschr. f. Entom., Bd. 3, Neudamm 1898.

Wir können hier nun einen höchst interessanten Instinkt in seiner graduellen Ausbildung verfolgen. Schmiedeknecht[1]) berichtet nämlich folgendes: „Wohl regelmäßig baut die Biene (*Osmia aurulenta*) schließlich über die Mündung des Schneckenhauses als Schutz ein Häufchen von Holzstückchen, Nadeln, zerbissenem Heu u. s. w., aber meist wird durch Wind und Wetter dieser kleine Vorbau zerstört und verweht. Nach Smith werden die einzelnen Teile desselben durch einen klebrigen Stoff verkittet.“ Friese[2]) hat solche Schutzbauten noch nicht bemerkt, entweder ein Beweis, dass dieser Instinkt noch nicht bei allen Artgenossen ausgebildet ist, oder aber ein Beweis für die leichte Vergänglichkeit dieser Konstruktionen.

Einen beträchtlichen Fortschritt in dieser Baukunst treffen wir bei *Osmia bicolor* Schrk., die ebenfalls *Helix* Gehäuse als Nest benutzt. Ist der Zellenbau beendet, so sucht die fleißige Mutter Nadeln, Grashälmchen etc. und baut über das Gehäuse eine Art Dach. Der Vorbau wird hier also schon zu einem Dach erweitert. Hoffer[3]) teilt hierüber das Folgende mit: „Es ist sehr anziehend zuzuschauen, wie das kleine, aber robuste Tier die längsten Föhrennadeln durch die Luft trägt, Nadeln, die viermal länger sind als das Tier selbst. Aus diesen baut es nun gerade so ein Gerüst auf, wie der Mensch das Zeltgerüst, alle Nadeln kreuzen sich oben und werden durch den klebrigen Speichel des Tieres so fest verbunden, dass man das ganze Häufchen abheben kann, ohne dass es zerfällt. So schleppt sie 20—30 Nadeln zusammen und gönnt sich dabei nur sehr wenig Ruhe. Eine arbeitete auf diese Weise mehr als $1^1/_2$ Stunden. Ist das Grundgerüste fertig, so bringt sie Hälmchen Moosstückchen und ähnliches Geniste herbei und versteckt auf diese Weise das Schneckenhaus samt Inhalt vollständig. Nach einiger Zeit macht sie es mit einem zweiten, dritten etc. gerade so. Ihr Ortssinn ist so entwickelt, dass sie gewöhnlich im ununterbrochenen Fluge die rechte Stelle trifft. Vorsichtig hob ich, als sie gerade abwesend war, das Schneckenhaus samt dem ganzen Gerüst um etwa 1 dm weiter. Als sie mit der Nadel an die frühere Stelle geflogen kam und dort nichts fand, ließ sie die Nadel fallen und flog um die Stelle einigemal herum; endlich entdeckte sie wieder ihr Nest, augenblicklich flog sie um die fallengelassene Nadel und trug sie an ihren Platz“[4]).

---

1) Schmiedeknecht, H. L. Otto, *Apidae Europaeae* (die Bienen Europas), Gumperda und Berlin 1882—1886.

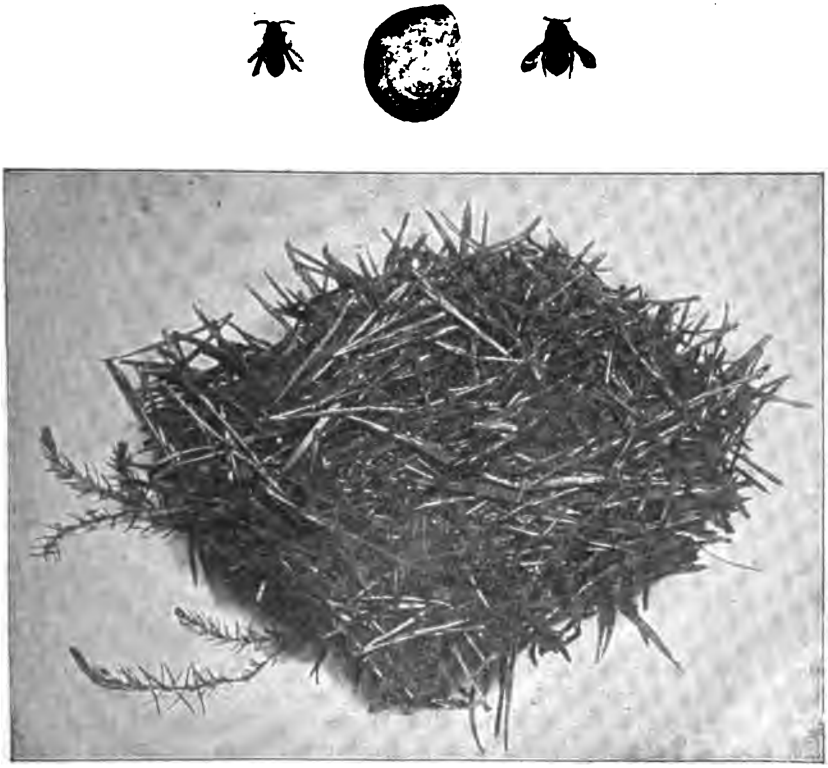
2) Friese, H., Beiträge zur Biologie etc. l. c.

3) Hoffer, Ed., Beiträge z. Hymenopt. Steiermarks, Mitt. d. Naturw. Ver. f. Steiermark, Graz 1887.

4) Bemerkenswert ist auch der Gedächtnisprozess beim sofortigen Wiederholen der fallen gelassenen Nadel nach der veränderten Neststelle!

Innerhalb derselben Art steigert sich der Bauinstinckt noch weiterhin beträchtlich. So fand Friese in der Nähe von Innsbruck Nester der *Osmia bicolor*, die vollkommen mit einem Schutzbau von Kiefernnadeln umgeben waren. Fig. 5 zeigt uns einen solchen Bau, darüber das demselben vorsichtig entnommene Schneckengehäuse, rechts davon das Weibchen, links das Männchen. Hier

Fig. 5*).



Oben das Nest von *Osmia bicolor* Schrk. im *Helix*-Gehäuse, rechts davon das Weibchen, links das Männchen; darunter der von dem Weibchen gefertigte Schutzbau (3/4 nat. Gr.).

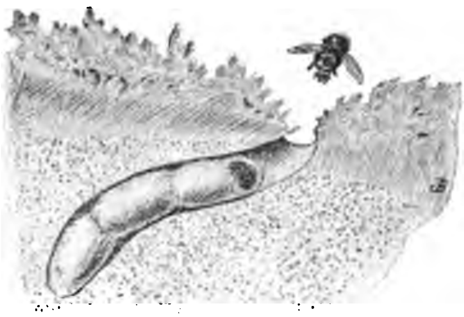
sind es hunderte von Nadeln die in mühseliger Arbeit zu einem dichten Walle zusammengebaut werden. Diese Osmien erscheinen sehr früh im Jahr und nach Friese findet man sie noch im Juni an den Schutzbauten beschäftigt. Man steht in Bewunderung vor diesen Kunstfertigkeitsinstinkten, die nur in ererbten, durch Auslese herangezüchteten Trieben wurzeln, und deren Thätigkeit ohne Be-

*) Aus: Ueber Osmiennester von H. Friese l. c.

wußtsein des Zweckes vor sich geht. Wenn man erwägt, dass die *Osmia bicolor* bald nach Fertigstellung des Nestes zu Grunde geht und daher niemals die Entwickelung oder Nichtentwickelung der Jungen, den Wert der Schutzhülle und die Feinde als solche kennen gelernt hat, so ergiebt sich, dass diese „Vorsichtsmaßregel" nur das Produkt eines blinden Instinktes sein kann. Der Zweck wird allerdings vollkommen erreicht, denn den langen Legebohrern der Schlupfwespen ist das Eindringen verwehrt.

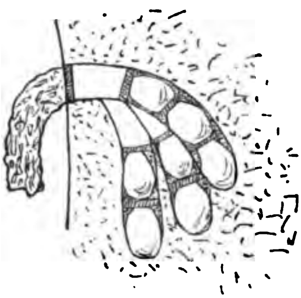
In ganz anderer Weise, wie vorstehend geschildert, schützt die kleine *Osmia fossoria* Perez ihr Nest. Auch diese Biene legt nach Ferton[1]) ihre Zelle (stets nur eine) in einem Schneckenhäuschen an und zwar in dem von *Helix Pisana* (*var. minor*). Ist diese Sorge erledigt, so wird dicht bei dem Schneckenhause im

Fig. 6.



Ein *Anthidium*-Nest mit 3 Zellen aus Pflanzenwolle. Das herbeifliegende Weibchen bringt zwischen den Vorderbeinen ein Klümpchen Wolle zum Schluss der letzten Zelle. Nach Wesenberg-Lund.

Fig. 7.



Nestschema von *Anthophora parietina* in steiler Lehmwand mit herabhängender Einfahrtsröhre (Vorbau). Nach Friese.

Sande mühsam und langsam im Winkel von 30° ein Loch von 6—7 cm Tiefe gegraben, dessen Umfang etwas grösser ist, als derjenige der Schneckenschale. Sich davor spannend, rückwärts gehend, mit dem Kopfe dem Gehäuse zugekehrt, rollt die Osmie dieses nunmehr wie eine Tonne zu sich her dem Loche zu, in der Weise, dass die Axe horizontal bleibt und lässt es dann in das Loch gleiten. Hierauf umgiebt die *Osmia* das Gehäuse dicht mit Sand und ebnet alles ein. Aber auch hier alles ohne Zweckbewußtsein, ohne „Ueberlegung". Als Ferton einer *Osmia* das Gehäuse fortnahm, wie sie gerade im Begriff war, es in das Loch zu rollen, schüttete sie ruhig den Gang zu, als wenn es sich darin befunden hätte.

---

1) Ferton, Ch., Recherches sur les moeurs de quelques Espèces algériennes d'hym. Act. d. l. Soc. Linn. de Bordeaux 1891.

An die hintereinander liegenden Zellen, den „Linienbauten“ [1]), wie wir sie in den Rubusstengeln und den Schneckenhäusern, soweit sie mehrere Zellen bargen, angelegt fanden und welche Bauart auch Fig. 6 veranschaulicht, schließen sich die „Zweigbauten“ an, wie sie z. B. *Anthophora parietina* F. anfertigt. Diese Biene legt in senkrechten Löß-(Lehm)wänden etc. einen horizontalen Gang an, der aber bald Zweige absendet in der Weise wie es Fig. 7 zeigt. Diese Zellengänge werden später wieder nach dem Hauptgange zu durch einen Lehmpfropfen verschlossen [2]), oft auch der Hauptgang an der Mündungsstelle.

Fig. 8.



Osmia emarginata Lep. Nest aus zerkauten Blättern (1/1 nat. Gr.).

Vor der Mündung wird ein eigentümlicher Vorbau (Röhre) aus kleinen sehr locker aneinander gefügten Lehmteilchen errichtet (Fig. 7), dessen biologischer Wert noch nicht völlig klargestellt ist [3]). Merk-

1) Verhoeff, Beiträge zur Biologie der *Hymenoptera*. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., 6. Bd., 1892.

2) Friese, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen l. c.

3) Die Ansichten Verhoeff's hierüber (Biol. Aphor. Verh. d. nat. V. preuß. Rheinl., 8. Bd., 1891) vermag ich nicht zu teilen, da direkte Beobachtungen ihnen zu widersprechen scheinen. Verhoeff meint, dass die Biene den Lehm zum Verschluss des Hauptstollens zur Hand haben will und ihn deshalb vor den Eingang in dieser Form aufspeichert. Nun hat Alfken aber beobachtet, dass *Anthophora parietina* den Lehm zum Aufbau dieses zweifellos zum Schutz dienenden Vorbaues unmittelbar neben der Oeffnung des Ganges der Lehmwand entnimmt. Warum also eine so ungemein künstliche, zeitraubende Aufspeicherung, wo das Material in

würdig ist es, dass dieser Vorbau, je mehr er sich seinem freien Ende nähert, immer lockerer, siebartiger wird. Die Biene fügt nicht Stückchen an Stückchen sondern lässt Zwischenräume frei.

Einer seltsamen Nestkonstruktion muss hier noch Erwähnung geschehen. Die *Osmia emarginata* Lep. errichtet nach Friese ihren Nestbau in der Regel an steilen Felswänden, in alten Steinbrüchen etc., er wird aus zerkauten Pflanzenblättern hergestellt. (Fig. 8). Die Kokons finden sich in der Tiefe des Nestes und gewöhnlich dem Gestein anliegend. „Irgendwelche gesetzmäßige Anordnung der Zellen ist nicht erkennbar. Nach Abschluss des eigentlichen, die Brut enthaltenden Nestes baut die 13—15 mm lange Biene noch einen mehr oder weniger umfangreichen Vorbau aus leeren und weniger festen Zellen, der den Nestkern wie einen Schutzwall umgiebt und offenbar wieder nur den Zweck hat, die Schmarotzer fernzuhalten und besonders die Wirkung der langen Legebohrer bei den Schlupfwespen zu kompensieren. Die Abbildung zeigt deutlich an den Rändern (rechts) diese großen, eckigen Hohlräume, zum Unterschied gegen die gerundeten, kokontragenden in der Mitte.“ (Friese).

Das Vorstehende dürfte zur allgemeinen Orientierung genügen. Weiterhin werden noch einige Besonderheiten der Nestbauten sowie kompliziertere Konstruktionen erwähnt.

Soziale Instinkte bei den Solitären. Verteidigungsinstinkt. Man hat vielfach behauptet,[1][2]) dass sich bei den solitären Apiden wohl schon die Anfänge einer Koloniebildung, eines gesellschaftlichen Zusammenschlusses zeigen aber von irgend einer Lebensäußerung sozialer Instinkte könne nicht die Rede sein. Es scheint in der That, wenn man eine solche Kolonie solitärer Bienen beobachtet, als ob das einzig Soziale nur das Zusammenstehen der Erdnester sei. Man sieht die zahllose Menge der runden Gangöffnungen dicht beieinander z. B. in einer Lößwand oder dem Lehmgemäuer einer Scheune. Diese Gänge führen — je nach den verschiedenen Bienenarten, — in verschieden angeordnete Zellen. Niemals kommunizieren die Zellen eines Nestes mit denen eines anderen Nestes. Und so sieht man auch die Weibchen unbekümmert um einander, jedes dem eigenen Bau zufliegen und sich ausschließ-

unmittelbarer Nähe ist! Vielleicht dient der Vorbau nur zum verdecken der dunklen, sich weithin scharf markierenden Eingangsöffnung. Bekannt ist ja, dass die meisten Schmarotzer auf solche dunklen Löcher aus relativ weiter Entfernung zufliegen und sie einer Musterung unterziehen. Die Ansicht Graber's, dass der Vorbau zum Schutz gegen Regen und Sandverschüttung diene, widerlegt Verhoeff treffend.

1) Girod, Marshall, Tierstaaten und Tiergesellschaften. Leipzig 1901. Trotz der Verbesserungsversuche Marshall's eine unkritische und nicht sehr zuverlässige Zusammenstellung des französischen Forschers!

2) Aurivillius, Chr., Ueber Zwischenformen zwischen sozialen und solitären Bienen, Upsala 1896.

lich der eigenen Brutstätte widmen, genau so als ob nur das eine Nest für sie existiere. In der That bekümmert sie sich auch nicht im geringsten um die Genossen. Diese Bienen leben „tief einsam" wie Maeterlinck[1]) sich ausdrückt.

Eine interessante Beobachtung hat mir aber gezeigt, dass wir hier dennoch schon die ganz ausgesprochenen Anfänge einer sozialen Zusammengehörigkeit haben, dass hier schon ein „Korpsgeist" vorhanden ist, der sich sogar in sehr drastischer Weise zu äußern pflegt.

Fängt man eine Bienenart (die sich nur an besonders günstigen Orten in größeren Kolonien zusammenfindet), dort, wo sie einsam nistet oder wo sich nur wenige Nestbauten gesammelt haben, so kann man ruhig mit dem Fangnetz seine Beute holen, es zeigen sich keine besonderen Erscheinungen. Trifft man aber dieselbe Art an einem mit hunderten oder gar tausenden von Nestern besäten Wohnplatz und man schlägt dann sein Netz nach einem gewünschten Exemplar, so erfolgt plötzlich ein gemeinsamer, heftiger Angriff, der einen ängstlichen Bienenjäger zum schnellen Zurückweichen bringen dürfte. Sehr hübsch sind die Friese'schen Angaben hierüber[2]). Bei einer *Andrena ovina* Klug Kolonie von ungefähr 300 Nestern wurde Friese, wenn er die Tiere durch Hin- und Herschlagen mit dem Netze aufregte, plötzlich von einem stärker summendem Schwarme so heftig angefallen, dass die Tiere durch den Anprall an seinen Körper zu Boden fielen. In der Rakos bei Budapest fand derselbe Beobachter[3]) die Lehmwände eines großen Scheunenvierecks derartig von Nestern der *Anthophora parietina* F. durchlöchert, dass er die Zahl der so bauenden Bienen auf 8—10000 Stück schätzte. „Die Wände sahen aus, so berichtet der Autor, als wenn sie von unzähligen Kugeln durchlöchert wären. Schlug ich mit dem Netz nach den zahllosen Bienen, so fiel ein ganzer Schwarm auf mich ein, was sonst bei diesen Tieren nicht der Fall ist, vielleicht gab ihre Masse ihnen den Mut."

Herr Alfken hatte die Freundlichkeit, mir zu dieser Frage folgendes interessante Erlebnis mitzuteilen:

„In der Nähe von Bremen, bei dem hannoverschen Dorfe Baden, erhebt sich unweit der Weser eine ungefähr 10 m hohe harte Lehmwand, welche mit kleinen und großen Quarzstücken durchsetzt ist. Die Wand wird von den verschiedensten solitär lebenden Bienenarten zur Nestanlage benutzt. Sehr zahlreich baut darin eine Pelzbiene, die *Anthophora parietina* F. Am 24. Mai 1895 flogen die Weibchen derselben in solcher Menge, dass man mit einem

1) Maeterlinck, Maurice, Das Leben der Bienen, Leipzig 1901.

2) Friese, H., Beitrag zur Biologie der *Andrena pratensis = ovina*, Entom. Nachr., 8. Jahrg., Berlin 1882.

3) Friese, H., Beiträge zur Biologie etc., 1891, l. c.

Schlage an die Hundert im Fangnetze hatte. Die eigenartigen Vorbauten an der Lehmwand waren so häufig, dass selbst der Laie darauf aufmerksam wurde. Die Tiere flogen nach einem nahen Bache, der alten Aller, wo sie sich ans Ufer auf den Schlamm setzten und Wasser schlürften, welches sie zum Aufweichen des Lehmes benutzten. Der Weg, welchen die Bienen von der Wand nach dem Bach und umgekehrt zurücklegten, war stets derselbe; er bildete gleichsam eine Straße in der Luft. An den Nestern wurde ich von den Bienen nicht belästigt, und ich konnte ungehindert von den Vorbauten für die Sammlung ablösen. Als ich aber, ohne es zu wollen, einige Tiere aus der Luftstraße abfing, wurde ich sofort von einer so außerordentlich großen Zahl überfallen, dass ich fliehen musste. Ich wurde noch 500 Schritte weit verfolgt und konnte mich der kühnen Angreifer nur durch Wegfangen mit dem Netze erwehren, welches schließlich bis zur Hälfte mit Bienen gefüllt war.“

Wir sehen hier also einen Reflex in die Erscheinung treten, der nur zur Auslösung gelangt, wenn ganz bestimmte andere Reize mitwirken, und zwar Reize, die nur der Vergesellschaftung entspringen. Wie diese Koexistenzialfähigkeit sich phylogenetisch entwickelt haben mag, ist schwer auszudenken. Im Wesen finden wir aber dieselbe Erscheinung bei den höchststehenden Bienen und durch alle Tiere bis zum Menschen hinauf. Bei der *Apis mellifica* äußert sich, wie ich bereits in einer früheren Arbeit ausführte[1]), dieser veränderte Ablauf der Reflexe bei der gleichen Ursache in sehr ähnlicher Weise. Ein kleines schwaches Volk erwehrt sich seiner oft sehr schwachen und leicht zu überwältigenden Feinde nicht, ein starkes ist „angriffslustig“ und vertreibt jeden Eindringling u. s. w.

Forel[2]) hat dieselbe Erscheinung bei den Ameisen beobachtet. „Der Mut jeder Ameise nimmt im geraden Verhältnisse mit der Zahl ihrer Gefährten oder Freunde zu und ebenso im geraden Verhältnisse ab, je isolierter sie von ihren Gefährten ist. Jeder Bewohner eines sehr volkreichen Ameisenbaues ist viel mutiger, als ein im übrigen ganz gleicher aus einer sehr kleinen Bevölkerung. Dieselbe Arbeiterin, welche inmitten ihrer Gefährten zehnmal sich tödten lässt, wird sich außerordentlich furchtsam zeigen, die geringste Gefahr vermeiden, selbst vor einer viel schwächeren Ameise fliehen, sobald sie zwanzig Schritte von ihrem Bau sich allein befindet.“

Auch bei den Wespen hat Rouget[3]) ähnliches festgestellt. Je

1) Sind die Bienen Reflexmaschinen l. c.

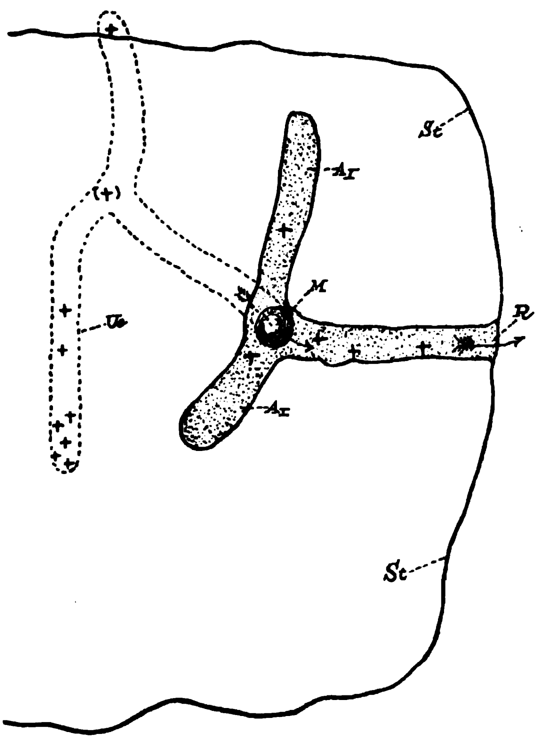
2) Forel, A., Fourmis de la Suisse. Nouveaux mémoires de la société Helvétique, Zürich 1874.

3) Rouget, Aug. Coléoptères parasites des Vespides Mémoires de l'Acad. de Dijon 1872-73.

zahlreicher die von ihm beobachteten Hornissen waren, desto reizbarer waren sie auch.

Gemeinsame Ueberwinterung. Wir sehen also bei den Einzelbienen bereits einen ausgesprochen sozialen Instinkt unter besonderen Umständen sich bemerkbar machen. Dieser Instinkt basirt, wenigstens in der geschilderten Erscheinung, auf dem rein zufälligen Zusammenfinden zahlreicher Individuen auf einer günstigen Niststelle. Nicht mehr auf ganz so zufälligen Verhältnissen dürfte

Fig. 9.



Ueberwinterungsplatz von *Halictus*. Nach Verhoeff.

folgendes beruhen. Bei einigen Arten (*Xylocopa*, *Ceratina*, *Halictus morio* F. etc.) finden wir, dass relativ zahlreiche Männchen und Weibchen derselben Gattung oder Art (oder auch nur die Weibchen) gemeinsam überwintern. Es ist freilich auch hier anzunehmen, dass nur ein zufälliges Zusammenfinden an geeigneten Ueberwinterungsorten statt hat; dennoch sieht man ein Zusammengehörigkeitsgefühl darin ausgeprägt, dass nur Mitglieder derselben Art oder Gattung über Winter zusammenbleiben.

Wie Giraud[1]) zuerst beobachtete, überwintern *Ceratina* Weibchen und Männchen gesellig in *Rubus*-Zweigen, welche sie besonders zu diesem Behufe aushöhlen. Hinsichtlich der Ueberwinterung von *Halictus morio* teilt Verhoeff[2]) folgendes Interessante mit: „Am 13. April 91 entdeckte ich an einer Hügellehne unweit der Mündung des Ahrthales unter einem großen flachen Steine ein W. des *Halictus morio*, welches mich veranlasste, die Tiefe genauer zu untersuchen. Das merkwürdige Resultat wird durch die Figur 9 erhellt. *St.* ist der Rand des aufliegenden Steines. Hebt man diesen empor, so erscheinen die Gänge A_I. Von ihnen führt bei *M.* ein Gang schräg in die Tiefe, welcher sich nach einiger Zeit in zwei Arme teilt, welche blind endigen. Der Gang *Ue.* war der eigentliche Ueberwinterungsplatz. Dort saßen 7 W. dicht beieinander in friedlicher Ruhe. An der Gabelung lag ein totes, vielleicht erfrorenes Tierchen. Die Verteilung der übrigen Individuen sieht man aus der Abbildung. Jedes Individuum ist durch ein + bezeichnet. Die Tierchen waren bereits teilweise durch die Milde des Frühlings emporgelockt, wahrscheinlich auch schon teilweise ausgeflogen, da der Gang bei *R.* offen war und da ich andere *Halictus*-Arten, wie *minutus*, bereits in Thätigkeit fand. Die Gänge A_I sind offenbar hernach angelegt, da die Tiere nach verschiedenen Richtungen ins Freie zu kommen suchten. Jedenfalls haben wir es hier mit einem rein zum Zwecke der Ueberwinterung angelegten Neste zu thun, in dem eine gesellige Ueberwinterung zahlreicher Weibchen stattfindet. 16 Individuen waren noch beieinander. Dass es sich hier auch nicht um ein zufälliges Zusammentreffen handelt, geht einmal aus der versteckten Lage des Aufenthaltsortes hervor, sodann aus dem klumpenweisen Zusammensitzen in einem besonders gegrabenen Gange. Die Tiere halten sich also mit Absicht beieinander, graben vielleicht auch gemeinschaftlich diesen Gang.“

Das Zusammentreffen der Tiere im Herbst an der Ueberwinterungsstelle dürfte aber zweifellos rein zufällig gewesen sein. Wir haben uns zu denken, dass ein Weibchen zuerst die Ueberwinterungsstelle erkor und den Bau der Winterwohnung begann. Nach und nach sammelten sich dort von den gleichen Instinkten geleitet andere Weibchen und ist dann eine gemeinsame Fertigstellung als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

Gemeinsamer Flugkanal. Auf ein ausgesprochenes Zusammengehörigkeitsgefühl weist die Beobachtung Lepeletiers[3]) hin, dass eine Art *Panurgus* ein gemeinschaftliches Nest baute. In

1) Giraud, Mémoires sur les Insectes qui habitent les tiges sèches de la Ronce, Paris 1866.

2) Verhoeff, Beiträge l. c. p. 713.

3) Lepeletier de Saint-Fargeau, Hist. nat. des Insectes. Hyménoptères, T. II, Paris 1841, p. 222.

einem festgetretenen Gartenpfade war ein senkrechtes Loch. Dasselbe umgaben 8—10 Weibchen mit Pollen beladen. Ein W. flog heraus ohne Pollen; darauf flog ein anderes beladenes hinein, entlud sich seiner Bürde, kam dann heraus und flog fort. So folgten sich mehrere. Während dieser Zeit kamen andere Beladene an, welche am Rande des Loches warteten, bis die Reihe an sie kam"[1]. Von einem wirklich „gemeinschaftlichem Nest" kann hier aber wohl nicht die Rede sein. Es handelt sich lediglich um einen gemeinsamen Flugkanal, ein jedes Weibchen wird wahrscheinlich seine Zellen für sich angelegt haben, wie es der Natur der Solitären entspricht. Auch *Halictus longulus* Sm. dürfte einen Flugkanal dieser Art aufweisen (s. weiterhin).

Hierher gehört auch folgende interessante Beobachtung Friese's[2]) „Ich fand im Jahre 1888 am 20. Juni das Nest der *Osmia vulpecula* Gerst. auf dem Rigi an der Unterseite eines flachen Steines, der auf einer kleinen Anhöhe lag. Dieses Nest hatte dadurch noch ein besonderes Interesse, weil ich drei arbeitende Weibchen an ihm thätig fand. Es waren 6 geschlossene und 3 offene Zellen, zum Teil mit hellgelben Pollen angefüllt. Abgesehen von der gemeinschaftlichen Arbeit der drei Weibchen an einem Nest, wie wir es ja bei anderen Gattungen schon erwähnt haben (*Panurgus*, *Halictus*), bietet uns dieses Beispiel vielleicht eine Erklärung, wie das große Nest der *Osmia parietina* im British Museum entstanden ist. Smith führt an, dass der $10^1/_2$ Zoll große Stein, an welchem das Nest mit den 230 Zellen sich befand, durch J. Robertson in Glen Almond, Pertshire, in 800 Fuß Meereshöhe gefunden wurde."

Es ist freilich sehr zweifelhaft, ob wir es bei dem Friese'schen Befunde mit einem gemeinschaftlichem Neste zu thun haben, immerhin ist auch das getrennte Zellenbauen in so enger Gemeinschaft ein sozialer Zug, der zur Vervollständigung unserer Ausführungen dient. Der Flugkanal, der unter den hohlen Stein führte, war jedenfalls ein gemeinsamer. Das von Smith[3]) erwähnte, ebenfalls unter einem Steine gefundene, Osmien-Nest mit der ungeheuren Anzahl von 230 Zellen ist nach dieser Richtung hin auch ein sprechender Beweis und zeigt ebenfalls wie gleichartige Instinkte, die in derselben Qualität nur bei Artgenossen zu finden sind, unter besonderen Umständen zur Vergesellschaftung führen. Die gewaltige Anzahl der Zellen dürfte sich dadurch erklären, dass die Osmien bereits mehrere Jahre ihre Nester stets wieder von neuem neben den alten Zellen anlegten, wie es die Gewohnheit mancher solitären

1) S. a. Verhoeff, Beiträge l. c., p. 689, ebenf. Schenk.
2) Friese, H., Beiträge zur Biologie etc. l. c. p. 839.
3) Catalogue of British Hymenoptera in the collection of the Brit. Museum by Frederik Smith. Part. I, Apidae, London 1855.

Bienen ist; immerhin giebt Smith an, dass er zwei Drittel der Zellen besetzt fand.

Nielsen (l. c.) berichtet, dass er in einem Neste von *Eucera longicornis* L. zwei Weibchen arbeitend gefunden habe. Auch hier dürfte nur der Flugkanal gemeinsam gewesen sein.

Das Nest von *Halictus quadricinctus*[1]). Einen weiteren Fortschritt zur Vergesellschaftung müssen wir im folgenden erblicken. Während die allermeisten solitären Apiden niemals eine Kenntnis ihrer Nachkommenschaft erhalten, da sie entweder vor dem Ausschlüpfen der Jungen längst zu Grunde gegangen sind oder weil sie die zerstreut liegenden einzelnen Zellen nach der Eiablage und nach dem Verschluss der Zelle niemals wieder aufsuchen, sehen wir bei *Halictus*-Arten z. B. bei *Halictus quadricinctus* F., eine andere Bauart der Nester, welche bedingt, dass das Weibchen dem Ausschlüpfen der ersten Jungen beiwohnen kann, während sie noch beim Bau der letzten Zellen beschäftigt ist. Dieser Nestbau ist auch dadurch interessant, dass er uns in gewisser Hinsicht schon hinüberleitet zu den Bauten der Hummeln. Nach den Evermann'schen[2]), Breitenbach'schen[3]) und besonders auch nach den Verhoeff'schen[4])[5]) Beobachtungen zeigt der wabenähnliche Bau dieser Biene eine große Reihe von Zellen bis zu 24 und befindet sich so gut wie freistehend in einer Höhlung, einem kleinen Gewölbe, sodass also die Luft um die Zellen zirkulieren und die Erdfeuchtigkeit nicht mehr so leicht an den Bau gelangen kann. Es ist dieses ein gewaltiger Fortschritt gegenüber den anderen Bauten der Erdbienen, denn ihr größter Feind sind die Schimmelpilze. Fig. 10 zeigt die Lehmwabe von *Halictus quadricinctus*, welche ich im Mai

Fig. 10.



Lehmwabe von *Halictus quadricinctus* F. mit dem Weibchen (1/1 nat. Gr.).

1) = *H quadristrigatus* Ltr. = *Hylaeus quadricinctus* Fabr. der Autoren.

2) Eversmann, E., Die Brutstellen des *Hylaeus quadricinctus* Fabr.; Bullet. der Naturf. Ges in Moskau, Bd. 19, 1846.

3) Breitenbach, W., Ueber *Halictus 4-cinctus* F. und *Sphecodos gibbus* L., Stett. entom. Zeitschr. 1878.

4) Verhoeff, C., Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus*, insbesondere einer Uebergangsform zu sozialen Bienen. Zool. Anzeiger, Nr. 542, 1897.

5) Verhoeff, C., Biolog. Aphor. über einige *Hym.*, *Dipt.* u. *Coleopt.* Verh. d. nat. Ver., Jahrg. 48, 5. Folge, Bd. 8. 1891.

dieses Jahres in der Nähe von Jena in einer senkrechten Lößwand auffand. Sie zeichnet sich durch besonders regelmäßige Anordnung der erst gebauten Zelle (oben) und der unteren zwölften Schlußzelle aus. (Fortsetzung folgt.)

Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz.

K. Bretscher (Zürich).

Es ist zur Zeit unmöglich und wird noch lange ein unerfüllter Wunsch bleiben müssen, das angegebene Thema in erschöpfender Weise zu behandeln. Dies hängt damit zusammen, dass die zur Verfügung stehenden Daten noch sehr lückenhaft und in nur recht langsamer Vermehrung begriffen sind, während das ganze Gebiet der notwendigen und wünschbaren Aufschlüsse von um so größerem Umfange sich erweist, je mehr die bezüglichen Daten sich ansammeln.

Trotzdem mag ein Versuch, das vorliegende Material zusammenzustellen, nicht ganz wertlos und unnütz sein, wenn es auch noch sehr wenig geeignet erscheint, zu weitreichenden und gut begründeten Gesichtspunkten Veranlassung zu geben.

Noch vor zehn Jahren belief sich die Zahl der in unserem Land bekannten wasserbewohnenden Oligochätenspecies auf wenig mehr als ein Dutzend.

Ihre Liste hat sich seitdem in einem vorher kaum geahnten Maße erweitert, da sie zur Zeit folgende Arten umfasst:

Aeolosomatidae. Aeolosoma niveum Leyd. und *hemprichi* Ehrbg.

Naididae. Paranais naidina Br. und *uncinata* Oerst., *Chaetogaster diastrophus* Gruith., *langi* Br., *crystallinus* Vejd., *diaphanus* Gruith., *limnai* Baer., *Ophidonais serpentina* Müll., *Naidium uniseta* Br., *Nais obtusa* Gerv., *elinguis* Müll., *josinae* Vejd., *bretscheri* Mich., *Dero perrieri* Bousf., *digitata* Müll., *furcata* Ok., *obtusa* Udek., *Macrochaetina intermedia* Br., *Slavina appendiculata* Udek., *Stylaria lacustris* L., *Pristina longiseta* Ehrbg., *aequiseta* Bourne, *Haemonais waldvogeli* Br.

Tubificidae. Limnodrilus hoffmeisteri Clap., *udekemianus* Clap.. *claparèdeanus* Ratz., *longus* Br., *Tubifex tubifex* Müll., *heuscheri* Br., *alpinus* Br., *filiformis* Br., *Psammoryctes velutinus* Gr., *plicatus* Rand. und var. *pectinatus* Br., *barbatus* Gr., *Aulodrilus limnobius* Br., *Rhyacodrilus falciformis* Br.

Lumbriculidae. Lumbriculus variegatus Müll., *Trichodrilus allobrogum* Clap., *Stylodrilus heringianus* Clap., *vejdovskyi* Ben., *Bythonomus lemani* Gr., *Bichaeta sanguinea* Br.

Enchytraeidae. Henlea rosai Br., *ventriculosa* Udek., *stolli* Br., *sulcata* Br., *nasuta* Eis., *pratorum* Br., *Buchholzia fallax* Mich.,

appendiculata Bchh., *parva* Br., *Marionina phagnetorum* Vejd., *riparia* Br., *lobata* Br., *rivularis* Br., *guttulata* Br., *fontinalis* Br., *Lumbricillus lineatus* Müll., *pagenstecheri* Vejd., *Mesenchytraeus monochaetus* Br., *megachaetus* Br., *amoeboideus* Br., *alpinus* Br., *bisetosus* Br., *eiseni* Br., *tigrina* Br., *Enchytraeus albidus* Henle, *minimus* Br., *buchholzi* Vejd., *nigrina* Br., *globulata* Br., *argenteus* Mich., *silvestris* Br., *Fridericia lacustris* Br., *striata* Lev., *polychaeta* Br., *clitellaris* Br., *galba* Hoffm., *diachaeta* Br., *insubrica* Br., *variata* Br., *connata* Br., *michaelseni* Br., *minuta* Br., *parva* Br., *Achaeta eiseni* Vejd., *Hydrenchytraeus stebleri* Br., *nematoides* Br.

Haplotaxidae. Haplotaxis gordioides Hartm.

Lumbricidae. Eiseniella tetraedra Sav., var. *hercynius* Mich. und *neapolitanus* Oerl., *Eisenia rosea* Sav., *veneta* Ros., *foetida* Sav., *Allolobophora caliginosa* Sav., *longus* Ude, *limicola* Mich., *chloroticus* Sav., *Dendrobaena rhenani* Br., *rubidus* Sav. und var. *subrubicunda* Eis., *octaedrus* Sav., *riparia* Br., *Helodrilus oculatus* Hoffmstr., *Bimastus constrictus* Rosa, *Octolasium cyaneum* Sav., *lacteum* Oerl., *transpadanum* Rosa, *croaticum* Rosa, var. *argoviense* Br., *Lumbricus rubellus* Hoffmstr., *castaneus* Sav., *meliboeus* Rosa.

Von allen diesen Arten habe ich alle ohne Ausnahme unter Augen gehabt.

Das ganze Verzeichnis zählt somit 116 Arten und Varietäten, die sich auf 40 Genera verteilen und sieben Familien angehören. Erschöpfend ist es durchaus nicht, denn es sind da und dort Formen zur Beobachtung gelangt, die wegen ungenügender Entwickelung, oder auch, weil sie in zu kleiner Zahl zu finden waren, nicht beschrieben werden konnten.

Zu sagen ist ferner, dass auch solche mitgezählt sind, welche als amphibisch lebende bezeichnet werden müssen, da ihnen reichliche Feuchtigkeit nicht unbedingtes Erfordernis zur Existenz zu sein scheint. Da sie aber neben ausgesprochenen Wasserformen sich vorfanden, so durften sie nicht wohl weggelassen werden. Es betrifft hauptsächlich einige Enchytraeiden, so die Henleen, die Enchytraeen, die Fridericien mit Ausnahme von *F. lacustris,* sodann auch fast sämtliche *Lumbricidae,* die Eiseniellen und wenige andere ausgenommen.

Die Fridericien-Arten *variata, connata, minuta* sind hier im Sinne meiner letzten Publikation (Revue Suisse de Zool., 10, 1902) aufgeführt, d. h. ich lasse es noch unentschieden, ob sie den schon bestehenden Species *Fr. bulbosa* Rosa, *bisetosa* Lev., resp. *lejdigi* Vejd. uneingeschränkt anzuschließen, ihnen als Varietäten anzugliedern oder endlich als gute Arten getrennt weiter zu führen sind. Für alle diese Auffassungen sprechen Gründe; den Entscheid möchte ich der Zukunft anheimstellen.

Wenn ich es nun unternehme, die Oligochätenfaunen der ver-

schiedenen Gewässer der Schweiz, soweit sie bis jetzt bekannt geworden sind, vergleichend zusammenzustellen, so ist in erster Linie zu bemerken, dass ich nur diejenigen berücksichtigen möchte, die ich selbst auf ihren Bestand an Borstenwürmern untersucht habe. Dies geschieht lediglich aus dem Grunde, weil meine Beobachtungen in dieser Hinsicht die vollständigsten und bis zu einem gewissen Grade erschöpfendsten sind. Es liegt dies in der Art meiner speziellen Aufgabe, mich ausschließlich mit dieser Familie zu befassen, und man wird nicht gerade den Eindruck gewinnen, dass die beobachtete, durch den Mangel an genügender Zeit aufgenötigte Einschränkung nicht andererseits durch größere Vertiefung in die faunistischen Verhältnisse ohne etwelchen Ausgleich geblieben sei. Eine Verkennung der Untersuchungen anderer Zoologen ist hierbei völlig ausgeschlossen; sie hatten sich andere Ziele gesetzt, bei deren Verfolgung das eine oder andere Spezialgebiet notwendig zu kurz kommen musste.

Nehmen wir in erster Linie die Armborster der Seen vor! Im Zürichsee, 409 m ü. M., sind bis jetzt aufgefunden worden:

1. *Aeolosoma hemprichi*
2. *Paranais naidina*
3. „ *uncinata*
4. *Chaetogaster diastrophus*
5. „ *langi*
6. „ *crystallinus*
7. „ *diaphanus*
8. „ *limnaei*
9. *Ophidonais serpentina*
10. *Nais obtusa*
11. „ *elinguis*
12. „ *josinae*
13. „ *bretscheri*
14. *Dero perrieri*
15. „ *digitata*
16. *Macrochaetina intermedia*
17. *Slavina appendiculata*
18. *Stylaria lacustris*
19. *Pristina longiseta*
20. *Limnodrilus hoffmeisteri*
21. „ *udekemianus*
22. *Limnodrilus claparèdeanus*
23. „ *longus*
24. *Tubifex tubifex*
25. „ *heuscheri*
26. *Psammorcytes velutinus*
27. „ *plicatus* u. var. *pectinatus*
28. „ *barbatus*
29. *Lumbriculus variegatus*
30. *Stylodrilus vejdovski*
31. *Henlea ventriculosa*
32. „ *stolli*
33. *Marionina lobata*
34. „ *riparia*
35. *Lumbricullus lineatus*
36. *Enchytraeus buchholzi*
37. „ *nigrina*
38. *Fridericia para*
39. „ *minuta*
40. „ *michaelseni*
41. „ *variata*

Eine Form, die ich als *Lumbricillus subterraneus* Vejd. bestimmt hatte, aber nur in einem einzigen Exemplar in diesem Wasserbecken zu finden war, ist ganz aus dem Verzeichnis weggelassen worden. Ferner kommt da noch eine *Aeolosoma*, wahrscheinlich *niveum*, vor, die noch nicht mit der genügenden Sicherheit bestimmt werden

konnte, da sie immer nur in vereinzelten Exemplaren erhältlich war. Eine *Stylodrilus*, die ich am Ausfluss des Sees erbeutete und als *gabretae* diagnostizierte, ist vielleicht richtiger als *St. vejdovskyi* zu bezeichnen; der Fund stammt aus der ersten Zeit meiner Sammelthätigkeit und konnte später nicht wieder kontrolliert werden; die Art ist deshalb nicht in der Liste aufgeführt worden.

Der Zürichsee beherbergt also in runder Zahl 40 Oligochäten, außer den verschiedenen Regenwürmern, die seine vom Wellenschlag bespülte Randzone bewohnen. Ihre Zahl beläuft sich auf mindestens ein halbes Dutzend. Am häufigsten ist hier *Eiseniella tetraedra* vorhanden, eine Art, die an keiner bloß feuchten und gut bewässerten Stelle fehlt und so als hier am regelmäßigst vorkommender Borsten wurm sicherweist; auf die anderen Lumbriciden wird weiter unten kurz eingetreten werden.

Die Oligochätenfauna des genannten Seebeckens ist also eine recht reichhaltige, und sie macht in Anbetracht der oft ungeheueren Individuenzahl einzelner Arten, so von *Nais elinguis, Stylaria lacustris, Ophidonais serpentina, Tubifex tubifex,* einen ansehnlichen Bestandteil der gesamten Seefauna aus. In der That tritt zu Zeiten und stellenweise das übrige Tierleben im Vergleich zu den Borstenwürmern entschieden in den Hintergrund.

Es ist zudem noch zu betonen, dass ich bis jetzt nur das unterste Ende des Zürichsees habe absuchen können, da meine Beobachtungen nur etwa 5 km weit hinauf am rechten, höchstens 3 km weit am linken Seeufer sich erstrecken. Dass namentlich das obere Ende des Sees mit seinen ganz anderen Uferbedingungen wieder ein anderes Bild, vielleicht auch neue Arten aufweise, darf füglich erwartet werden.

Etwa zwei Stunden von Zürich liegt in nordwestlicher Richtung der 0,35 km² große Katzensee, dessen Süd- und Südwestseite von einem Torfgebiet umgeben ist. Höhe über Meer 443 m. Der Grund ist von Seekreidebildungen bedeckt, die dem tierischen Leben offenbar nicht sehr günstig sind. Jn größerer Tiefe, etwa 6 m, fand ich bloß *Tubifex heuscheri*, am Ufer *Nais elinguis*, *Stylaria lacustris*, *Lumbriculus variegatus*, *Tubifex tubifex*.

Die umliegenden Torftümpel mit ihrer reichen Pflanzenwelt beherbergen dagegen:

1. *Aeolosoma hemprichi*
2. „ *niveum*
3. *Chaetogaster diastrophus*
4. „ *langi*
5. „ *crystallinus*
6. „ *diastrophus*
7. „ *limnaei*
8. *Ophidonais serpentina*
9. *Nais obtusa*
10. „ *elinguis*
11. *Dero furcata*
12. *Slavina appendiculata*
13. *Stylaria lacustris*
14. *Pristina longiseta*
15. *Limnodrilus claparèdeanus*
16. *Tubifex tubifex*

Da sie zum Teil direkt mit dem eigentlichen Seebecken kommunizieren, geht es nicht wohl an, sie getrennt aufzuführen.

Feuchte Uferstellen, zugespülter pflanzlicher Detritus werden bewohnt von

Stylodrilus vejdovskyi
Henlea nasuta
„ *ventriculosa*
„ *sulcata*
Mesenchytraeus monochaetus
Enchytraeus nigrina
Enchytraeus buchholzi
Fridericia variata
„ *connata*
„ *michaelseni*
„ *minuta*
„ *parva*

Diese Enchytraen und Fridericien sind allerdings keine Wasserformen; sie bewohnen ebensogut wie die genannten gut durchnässten Stellen auch trockenere Wiesen und Weiden. Der gesamte Bestand beziffert sich somit hier auf 30 resp. 23 Arten.

Der Lützelsee hat eine ähnliche Lage wie der Katzensee in einer flachen Mulde, 2,5 km östlich vom oberen Zürichsee, 503 m hoch. Die Oberfläche nimmt 0,12 km² ein, und seine größte Tiefe beträgt 6 m (Katzensee 7,8 m). Seine Oligochätenfauna besteht aus

1. *Aeolosoma hemprichi*
2. *Chaetogaster diaphanus*
3. „ *langi*
4. *Ophidonais serpentina*
5. *Nais elinguis*
6. „ *obtusa*
7. *Slavina appendiculata*
8. *Stylaria lacustris*
9. *Pristina longiseta*
10. *Haemonais waldvogeli*
11. *Lumbriculus variegatus*
12. *Tubifex tubifex*
13. „ *heuscheri*
14. *Lumbriculus variegatus*
15. *Marionina riparia*

Eine nicht geschlechtsreife *Pachydrilus*-Art schien mir *P. sphagnetorum* zuzugehören; Gesamtzahl der beobachteten Oligochätenspecies = 16. Zu diesen kommen bei weiteren Untersuchungen sicher noch einige andere, wie z. B. *Limnodrilus*-Arten und wohl auch Enchytraeen.

Der Türlersee, 629 m, ist mit 0,48 km² etwas größer als der Katzensee. Bei der einzigen Exkursion, die ich bis jetzt an ihn machen konnte, wurden erbeutet:

1. *Stylaria lacustris*
2. *Limnodrilus claparèdeanus*
3. *Tubifex tubifex*
4. *Henlea ventriculosa*
5. *Marionina lobata*

Unzweifelhaft ist sein Oligochätenbestand erheblich größer und bedarf er noch einer weit intensiveren Erforschung, welcher der Mangel an zur Verfügung stehenden Schiffchen hindernd im Wege steht.

Der Greifensee gehört vermöge seiner Größe und Tiefe zu den eigentlichen Seen im Sinne der neueren Limnologie. Er nimmt eine Fläche von 8,48 km² ein und liegt in 439 m Meereshöhe.

Auch er ist noch nicht genügend abgesucht, wenn auch in ihm folgende 18 Arten konstatiert werden konnten:

1. *Paranais uncinata*
2. *Nais elinguis*
3. *Slavina appendiculata*
4. *Pristina longiseta*
5. „ *aequiseta*
6. *Limnodrilus claparèdeanus*
7. „ *hoffmeisteri*
8. *Tubifex tubifex*
9. „ *heuscheri*
10. *Psammoryctes barbatus*
11. *Psammoryctes plicatus*, var. *pectinatus.*
12. *Lumbriculus variegatus*
13. *Stylodrilus heringianus*
14. „ *vejdovskyi*
15. *Henlea ventriculosa*
16. „ *stolli*
17. *Enchytraeus nigrina*
18. „ *buchholzi*

Mit den genannten ist die Zahl der Seen im Bereiche des Kantons Zürich durchaus nicht erschöpft, denn etwa ein halbes Dutzend solcher kleinerer oder größerer Wasserbecken harren noch der Durchsuchung.

Die Angaben, die zur Zeit aus dem Langensee, 205 m, 214,87 km² zu machen sind, entbehren ebenso der Vollständigkeit wie die bisher genannten Seen. Er konnte bis jetzt einzig bei Ascona einer gründlicheren Durchsicht unterzogen werden, doch zeigte dieses beschränkte Gebiet schon eine beträchtliche Ausbeute. Es wurden nämlich „gefischt“:

1. *Paranais uncinata*
2. *Ophidonais serpentina*
3. *Nais obtusa*
4. „ *elinguis*
5. „ *josinae*
6. *Dero obtusa*
7. *Stylaria lacustris*
8. *Tubifex filiformis*
9. *Limnodrilus claparèdeanus*
10. *Psammoryctes barbatus*
11. „ *plicatus*, var. *pectinatus*
12. *Lumbriculus variegatus*
13. *Bichaeta sanguinea*
14. *Marionina rivularis*
15. *Haplotaxis gordioides*

Die Fauna dieses Sees bietet deswegen ein besonderes Interesse, weil er im Gegensatz zu den bereits erwähnten und noch namhaft zu machenden südlich der Alpen liegt und aus ihr bei größerer Vollständigkeit der Untersuchung zu ersehen wäre, inwiefern die Alpen tiergeographisch in dieser Richtung eine Rolle spielen.

Dem Klöntalersee, 828 m, 1,18 km², konnte ich im Sommer 1901 einen Besuch abstatten. Seiner Tierwelt gehören an:

1. *Paranais uncinata*
2. *Tubifex tubifex*
3. *Psammoryctes plicatus*
4. *Lumbriculus variegatus*
5. *Stylodrilus vejdovskyi*
6. *Henlea sulcata*
7. „ *rosai*
8. *Mesenchytraeus tigrina*
9. „ *megachaetus*

Konstatiert wurden ferner eine nicht geschlechtsreife Tubificide, die einer neuen Species anzugehören scheint und eine Limnodrilide; beide wegen ungenügender Entwickelung unbestimmbar.

Am Fuße des Mürtschenstockes liegt in 1100 m Höhe der malerische Thalalpsee. Er wies an Armborstern auf:

1. *Nais elinguis*
2. *Tubifex tubifex*
3. *Lumbriculus variegatus*,

sodann zu jener Zeit eine nicht geschlechtsreife Limnodrilide und eine, anscheinend einer neuen Art angehörige Tubificide; wenigstens war ihre Beborstung verschieden von derjenigen von *T. tubifex* und den anderen.

Im gleichen Thale liegt, jedoch in 1458 m Höhe, der kleine Spanneggsee, in dem ich nur *Henlea rosai* traf. Da er keinen Pflanzenwuchs aufweist und zu den rasch sich auffüllenden Trümmerseen gehört, dürfte dies in der That der einzige ihm zukommende Borstenwurm sein, und auch dieser ist ihm nicht eigen, sondern vielmehr offenbar eine Einwanderung aus den an ihn grenzenden Alpenweiden; denn auf der nahe gelegenen Plattenalp findet sich dasselbe Tier vor.

Im obersten Ende des Melchthales, einem Hochthälchen von etwa $1^1/_2$ Stunden Länge, liegen eine ganze Reihe verschiedener Seebecken, von denen nur drei genauer untersucht wurden. Ihre Höhe beträgt etwa 1800 m. Der größte, der Melchsee, enthält:

1. *Tubifex tubifex*
2. „ *alpinus*
3. *Psammoryctes plicatus*, var. *pectinatus*
3. *Lumbriculus variegatus*
4. *Stylodrilus vejdovskyi*

In ganz geringer Entfernung von ihm liegt ein kleiner See oder vielmehr Tümpel ohne Zu- und Abfluss. In diesem leben und zum Teil in überraschend großer Individuenzahl:

1. *Tubifex tubifex*
2. „ *alpinus*
3. *Limnodrilus udekemianus*
4. *Psammoryctes plicatus*, var. *pectinatus*
5. *Lumbriculus variegatus*
6. *Stylodrilus vejdovskyi*
7. *Marionina lobata*
8. *Buchholzia parva*
9. *Fridericia lacustris*

Die Differenz in dem Oligochätenbestand dieser beiden Becken ist also recht beträchtlich und darf wohl in dem erheblichen Temperaturunterschied, in zweiter Linie erst in der Beschaffenheit des Grundes gesucht werden. In den ersteren ergießen sich die Schmelzwasser von Lauinenzügen und Schneefeldern, auch Quellbäche, welche die Wärme des Sees recht niedrig halten; der kleine Tümpel zeigt bei Sonnenschein eine hohe Temperatur (Messungen liegen leider nicht vor), er wird überhitzt (Zschokke, Tierleben der Bergseen, 1900). Endlich ist in diesem der Bodenschlamm

erdig, im großen mehr steinig und kiesig, so dass jener diesem Kleingetier entschieden günstigere Existenzbedingungen bietet.

Ein Seelein in demselben Gebiet, dessen Boden aus reichlichem pflanzlichen Detritus besteht, erwies sich sehr arm an Lebewesen überhaupt, nicht nur an Borstenwürmern, von denen ich nur *Lumbriculus variegatus* und eine Enchyträide traf. Dieser auf den ersten Blick auffallende Befund erklärt sich vielleicht am besten durch den Mangel an Sauerstoff, der durch die Zersetzung der verwesenden Pflanzenreste dem Wasser entzogen wird.

Der Krämerisee, ein kleines in der Hochwangkette bei Chur in 2000 m Höhe gelegenes Wasserbecken, ist belebt von:

1. *Nais elinguis*
2. *Tubifex tubifex*
3. *Psammoryctes plicatus*, var. *pectinatus*
4. *Lumbriculus variegatus*
5. *Stylodrilus vejdovskyi*
6. *Hydrenchytraeus nematoides*

Das höchst gelegene Gewässer, das ich bis jetzt zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist der Bergsee, 2300 m, im Göschenerthal. Es ist ein flaches Becken, das sich in einer wilden Steinwüste ausbreitet. In ihm fand ich:

1. *Mesenhytraeus alpinus* und
2. „ *bisetosus*

Es liegen also gegenwärtig die Beobachtungen aus 13 Seen und Seengebieten vor, die, wenn auch nicht in gleichem Maße untersucht, doch einigermaßen ein Bild ihrer Faunenbestände an Oligochäten ergeben. Ihre Vergleichung geschieht am besten an Hand einer tabellarischen Zusammenstellung, die hier folgen möge. Hierbei ist das Vorkommen einer Art mit einem Kreuze bezeichnet und ferner die von den Geographen angenommene Höheneinteilung nach Regionen zum Ausdruck gebracht; darnach geht die Hügelregion von 200—700, die Bergregion von 700—1200, die Alpenregion von 1200—2600, während die Schneeregion die noch höheren Gebiete umfasst.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass von den untersuchten Seen 6 der Hügel-, 2 der Berg- und 5 der Alpenregion angehören. Der Oligochätenfauna der Schweizerseen sind bis jetzt somit 65 Arten zuzurechnen, nämlich 2 *Aeolosomatidae*, 22 *Naididae*, 11 *Tubificidae*, 4 *Lumbriculidae*, 25 *Enchytraeidae* und 1 *Microdrilide*: Daraus geht hervor, dass die *Enchytraeidae* das Bild in ganz wesentlicher Weise beeinflussen und eine Seeuntersuchung auch auf das Vorhandensein solcher Rücksicht zu nehmen hat. Weil von anderen solchen faunistischen Beobachtungen gerade diese Familie gar nicht berücksichtigt wurde, wurden sie eben auch nicht in den Kreis dieser Betrachtungen gezogen, oder es soll dies nur beiläufig geschehen. Bereits ist berührt worden, dass eine größere Zahl dieser

Familie	Art	Langensee, 203 m	Zürichsee, 409 m	Katzensee, 443 m	Greifensee, 439 m	Lützelsee, 500 m	Türlersee, 629 m	Klönsee, 828 m	Thalalpsee, 1100 m	Spanneggsee, 1458 m	Melchsee, gr., 1800 m	Melchsee, kl., 1800 m	Krämerisee, 2000 m	Bergsee, 2300 m	Zahl der Seen
		Hügelregion						Berg-		Alpenregion					
Acolosomatidae	*Acolosoma hemprichi*		×	×		×									3
	„ *niveum*			×											1
Naididae	*Paranais naidina*		×												1
	„ *uncinata*	×	×		×			×							4
	Choetogaster diastrophus		×	×											2
	„ *langi*		×	×		×									3
	„ *crystallinus*		×	×											2
	„ *diaphanus*		×	×		×									3
	„ *limnaei*		×	×											2
	Ophidonais serpentina	×	×	×		×									4
	Nais obtusa	×	×	×		×									4
	„ *elinguis*	×	×	×	×	×			×				×		7
	„ *josinae*	×	×												2
	„ *bretscheri*		×												1
	Dero perrieri		×												1
	„ *obtusa*	×													1
	„ *digitata*		×												1
	„ *furcata*			×											1
	Macrochaetina intermedia		×												1
	Slavina appendiculata		×	×	×	×									4
	Stylaria lacustris	×	×	×		×	×								5
	Pristina longiseta		×	×	×	×									4
	„ *aequiseta*				×										1
	Haemonais waldvogeli					×									1
Tubificidae	*Limnodrilus hoffmeisteri*		×		×										2
	„ *udekemianus*		×									×			2
	„ *claparèdeanus*	×	×	×	×		×								4
	„ *longus*		×												1
	Tubifex tubifex		×	×	×	×	×	×	×		×	×	×		10
	„ *heuscheri*		×	×	×	×									4
	„ *alpinus*										×	×			2
	„ *filiformis*	×													1
	Psammoryctes velutinus		×												1
	„ *plicatus*	×	×		×			×			×	×	×		7
	„ *barbatus*	×	×		×										3
Lumbriculidae	*Lumbriculus variegatus*	×	×	×	×	×		×	×		×	×	×		10
	Stylodrilus heringianus				×										1
	„ *vejdovskyi*		×	×	×			×			×	×	×		7
	Bichaeta sanguinea	×													1
	Zahl der Arten:	13	30	19	14	13	3	5	3		5	6	5		

		Langensee, 203 m	Zürichsee, 409 m	Katzensee, 443 m	Greifensee, 439 m	Lützelsee, 500 m	Türlersee, 629 m	Klönsee, 828 m	Thalalpsee, 1100 m	Spanneggsee, 1458 m	Melchsee, gr., 1800 m	Melchsee, kl., 1800 m	Krämersee, 2000 m	Bergsee, 2300 m	Zahl der Seen
		Hügelregion						Berg-		Alpenregion					
	Uebertrag:	13	30	19	14	13	3	5	3		5	6	5		
Enchytraeidae	*Henlea rosai*							×		×					2
	„ *ventriculosa*		×	×	×		×								4
	„ *stolli*		×		×										2
	„ *sulcata*			×				×							2
	„ *nasuta*			×											1
	Buchholzia parva											×			1
	Marionina sphagnetorum					×									1
	„ *riparia*		×			×									2
	„ *lobata*		×				×					×			3
	„ *rivularis*	×													1
	Lumbricillus lineatus		×												1
	Mesenchytraeus monochaetus			×											1
	„ *megachaetus*							×							1
	„ *alpinus*													×	1
	„ *bisetosus*													×	1
	„ *tigrina*							×							1
	Enchytraeus buchholzi		×	×	×										3
	„ *nigrina*		×	×	×										3
	Fridericia lacustris											×			1
	„ *michaelseni*		×	×											2
	„ *variata*		×	×											2
	„ *connata*			×											1
	„ *minuta*		×	×											2
	„ *parva*		×	×											2
	Hydrenchytraeus nematoides												×		1
Microdrilidae	*Haplotaxis gordioides*	×													1
	Gesamtzahl der Arten:	15	41	30	18	15	5	9	3	1	5	9	6	2	

Arten allerdings auch in trockeneren Gebieten vorkommen, also mehr als amphibische Formen anzusprechen sind. Dazu gehören in erster Linie die Fridericien, mit Ausnahme vielleicht von *F. lacustris*, dann den Henleen, von den Mesenchytraeen *M. tigrina* und *monchaeta*, endlich die Enchytraeen. Dass eine ganz scharfe Grenze zu ziehen unmöglich ist, leuchtet ein, um so mehr, da alle Enchytraeiden Feuchtigkeit liebend sind. Als eigentliche Wasserbewohner verbleiben so von diesen immer noch 10 Arten.

Ob jene Formen vom Wasser aus an das Landleben sich angepasst oder den umgekehrten Weg eingeschlagen haben, dürfte in den einzelnen Fällen sich verschieden verhalten und nicht immer leicht zu unterscheiden sein, wenn auch ursprünglich wohl die Land- von Wasserformen abzuleiten sein mögen. So sind die Fridericien, Henleen und Enchytraeen mehr Land-, die Mesenchytraeen eher Wasserformen, jene hätten sich also wohl im allgemeinen wieder in das feuchte Medium zurückbegeben, diese dagegen wären noch im ersten Uebergang begriffen. Immerhin ist nicht außer Acht zu lassen, dass es sich bei diesen Arten nicht um Tiere handelt, die submers leben; vielmehr wohnen sie, wie schon erwähnt, in dem vom Wellenschlag überspülten Material des Seeufers.

So lückenhaft die in der Tabelle zusammengestellten Beobachtungen auch sind, so gestatten sie doch einige Schlüsse von größerer Tragweite. So geht aus ihr hervor, dass die vertikale Verbreitung der seebewohnenden *Aeolosomatidae* und *Naididae* im ganzen eine sehr beschränkte ist. Einzig *Nais elinguis* geht auch in die alpine, *Paranais uncinata* steigt nur in die Bergregion hinauf. Wenn nun nicht daran zu zweifeln ist, dass hier noch andere getroffen werden können, so scheint doch das eben berührte Hauptergebnis außer Zweifel zu sein.

Anders die *Tubificidae* und *Lumbriculidae*. Sie finden zu einem guten Teil auch in der alpinen Region noch zusagende Existenzbedingungen, ja sind hier noch mit Arten vertreten, die den tieferen Lagen fehlen (*Tubifex alpinus*). Ob wirklich von solchen die Rede sein kann, die nur vereinzelten Becken zukommen, darf noch nicht als entschieden hingestellt werden, wenn auch die eben genannte Form, *T. alpinus* und *T. filiformis*, eine Tubificide aus dem Langensee die Frage in bejahendem Sinne zu beantworten geneigt machen könnten. Es ist ja immerhin nicht ausgeschlossen, dass sie auch noch anderwärts gefunden werden.

Am eigentümlichsten verhalten sich die Enchytraeiden mit ihrer auffallenden Tendenz zu Lokalisation, zu Vorkommen auf zerstreuten oder eng begrenzten Gebieten. Bei keiner einzigen Art beobachten wir ein so regelmäßiges Vorkommen in fast allen Becken, wie dies z. B. bei *Nais elinguis, Tubifex tubifex, Psammoryctes plicatus, Lumbriculus variegatus, Stylodrilus vejdovskyi* als Vertreter der anderen Familien der Fall ist. Da scheint der Prozess der Abspaltung in verschiedene, ja zahlreiche Arten von beschränktem Verbreitungsgebiet als unabweisbare Forderung aus der Tabelle sich zu ergeben. Als solche, die sich zu Belegen für diese Behauptung anführen lassen, seien hervorgehoben *Buchholzia parva, Marionina rivularis, Mesenchytraeus monochaetus, alpinus, bisetosus, tigrina, Fridericia lacustris. Henlea rosai, sulcata, stolli, Mesenchytraeus megachaetus* sind auch anderwärts in der Schweiz gefunden, *Marionina sphagne-*

torum von Vejdovski in Böhmen zuerst konstatiert worden. Den übrigen Fridericien, mit Ausnahme der eben erwähnten, kommt in der Schweiz ebenfalls weitere Verbreitung zu. *Henlea ventriculosa* und *nasuta* finden sich in Nordeuropa, diese auch in Sibirien, so dass sie sich an den Ufern auch höher gelegener Seen wohl noch da und dort konstatieren lassen werden und ihr Fehlen auf die unvollkommene Absuchung der in Frage stehenden Gebiete zurückzuführen ist. Weit verbreitet (Dänemark bis Italien) ist auch *Enchytraeus buchholzi*, *E. nigrina* wurde, wie *Marionina lobata* und *riparia*, bis jetzt nur in der Schweiz beobachtet. *Fridericia michaelseni*, *variata, connata, minuta* sind vielleicht als Varietäten bereits bestehenden Arten anzufügen, vielleicht aber auch zum Teil wenigstens als solche bestehen zu lassen.

Haplotaxis gordioides zeigt weitere Verbreitung in Mitteleuropa und ist von Zschokke in dem Lüner- und den Partnunseen, sogar im Gafiensee (Rhätikongebiet) in 2313 m Höhe aufgefunden worden.

Doch auch die übrigen Familien weisen Verhältnisse auf, welche sich in dem Sinne deuten lassen, dass einzelne Seen, resp. Seengebiete als Schöpfungscentrum gewisser Arten anzusprechen wären. Ausgeschlossen sind in dieser Hinsicht die *Aeolosomatidae*; beide namhaft gemachten Arten kommen über weitere Gebiete verbreitet vor; *A. hemprichi* sogar außer in Europa auch in Nordafrika und Nordamerika. Dagegen sind *Paranais naidina* und *Macrochaetina intermedia* Formen, die bis jetzt nur dem Zürichsee eigen sind, wie die charakteristische *Haemonais waldvogeli* zur Stunde ausschließlich dem Lützelsee zukommt. *Nais bretscheri* wurde von Michaelsen auch im Vierwaldstättersee gefunden. Eine bis dahin nur auf die Schweiz beschränkt gebliebene Art ist ferner *Chaetogaster langi*. Alle übrigen, wie die *Dero*-Species, *Pristina equiseta*, die Chaetogaster außer *Ch. langi* u. s. w. haben ein weiteres Verbreitungsgebiet.

Das gleiche ist zu sagen von den *Limnodrili*, denn *L. longus* scheint von Dieffenbach in Deutschland beobachtet worden zu sein, ist aber einer anderen Form zugeteilt worden. *Tubifex heuscheri* kommt auch im Bodensee vor, beschränkt sich bis jetzt wie *Psammoryctes plicatus* auf die Schweiz, während *P. velutinus* außer in Schweizerseen auch im Comersee getroffen wurde.

Von den *Lumbriculidae* besitzen die drei in der Tabelle erstgenannten eine weitere Verbreitung, die sich wenigstens für *L. variegatus* über Europa hinaus nach Sibirien erstreckt, während *Bichaeta sanguinea* gegenwärtig nur für die Schweiz zu notieren ist.

Michaelsen vermutet (Neue Oligochäten, 1902), dass sie mit der berühmten *Bythonomus lemani* identisch sei; mit Unrecht, denn sie ist entschieden eine gute Art.

Es dürfte endlich angezeigt sein, zu erwähnen, dass die Nomen-

klatur sich durchweg an Michaelsen, Oligochäten 1900, anschließt und die Verbreitungsangaben diesem ausgezeichneten Werke entnommen sind, während die übrigen Ausführungen auf meinen Publikationen in der Revue Suisse de Zoologie 1895/96, 1899, 1900, 1901 oder 1902 basieren oder zum Teil daselbst noch erscheinen werden.

In seinem umfassenden Werke: Die Tierwelt der Alpenseen (N. Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 1900) verzeichnet Zschokke als von ihm beobachtete Oligochäten: *Lumbriculus variegatus, Tubifex tubifex* (*= rivulorum*), *Psammoryctes velutinus* und *barbatus*, *Bythonomus lemani, Nais elinguis*. Die Uebereinstimmung zwischen seinen und meinen Funden bezieht sich also nur auf drei Arten: *L. variegatus, Tubifex tubifex* und *Nais elinguis*. Ich hege aber die Vermutung, dass sie sich noch weiter erstrecke und *P. velutinus* meinem *P. plicatus*, var. *pectinatus*, sein *Bythonomus lemani* aber der Art entspreche, die ich als *Stylodrilus vejdovskyi* aufführe. *P. plicatus,* var. *pectinatus* unterscheidet sich in der Beborstung von *velutinus* in charakteristischer Weise; denn sie hat doppelhakige ventrale und in den dorsalen Bündeln sowohl Haar- als Kammborsten. *P. velutinus* dagegen trägt ventral einfache, dorsal nur Haarborsten. Da die *P. plicatus,* welche die Grundlage meiner Varietät bilden, genau von der gleichen Stelle des Zürichsees stammen, wie die Objekte, welche Randolph (Beitr. z. Kenntn. d. Tubif., Jen. Zeitschr. f. Naturw., 1892) zur Artbeschreibung dienten und durchweg diese Kammborsten besaßen, ging es nicht wohl an, sie als eigene Art der ursprünglichen gegenüberzustellen, trotzdem diese dorsal keine solchen besitzen soll, dafür aber schwach gebogene, ungleich-zinkig gegabelte Hakenborsten. Der Umstand, dass mir diese *plicatus-pectinatus* nun so oft begegnet ist, führt fast notwendig zu dem Schlusse, dass sie mit den *velutinus* von Zschokke identisch sein möchten, wenngleich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass es sich thatsächlich um verschiedene Arten handelt.

Die zweite Differenz möchte ich mir erklären aus der Möglichkeit, bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen *Stylodrili* die für das Genus charakteristischen paarigen Gefäßschleifen in jedem der postklittellialen Segmente zu erkennen. An geschlechtlich entwickelten Objekten sind dann allerdings die ausgestülpten Penes ein nicht zu übersehendes Merkmal. Die Regelmäßigkeit, mit der Professor Zschokke diese Funde aus den verschiedenen von ihm untersuchten Seen notiert, führen mich wiederum zu der genannten Vermutung bezüglich der Identität der zwei Arten. Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass *P. plicatus*, var. *pectinatus* und *S. vejdovskyi* von mir auch fast durchweg angetroffen wurden. Wenn *P. barbatus* von Zschokke im Garschinasee, 2189 m, getroffen wurde, so ist dies ein Beweis dafür, dass immer einzelne Arten

von großer Verbreitung ein lokales Auftreten zeigen können; man vergl. z. B. *Nais elinguis*, die nicht in den Melchseen zu finden war, dagegen 200 m höher in einer kleinen Wasserlache, ferner das Vorkommen von *Limnodrilus udekemianus* außer im Zürich- und Greifen- nur noch im kleinen Melchsee. Erwähnenswert ist ferner das Faktum, dass einzelne limikole Oligochäten sogar in die nivale Region hinauf sich wagen. Zschokke fand *Lumbriculus variegatus* am großen St. Bernhard in 2610 m, *Tubifex tubifex* bis 2500 m. Auch Aeolosomen können gelegentlich in die alpine Region hinauf sich wagen; denn Studer traf im Lac de Champex, 1465 m, eine durch rote Oeltropfen ausgezeichnete *Aeolosomatidae*, wahrscheinlich *A. hemprichi*.

Es ist mehrfach die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Tiefenbewohner der großen Seen des Flachlandes am Ufer hochgelegener Bergseen wiederzufinden seien. Diese Identität der beiderseitigen Faunen sei hauptsächlich begründet durch die gleichartigen Wärmeverhältnisse der Alpenseen und der tiefen Schichten derjenigen der Ebene. Für die Oligochäten nun trifft dies nicht zu. Alle meine Funde gehen kaum weiter hinab als 10 m, und es bleibt also weiteren Untersuchungen vorbehalten, das Faunenbild der einzelnen Seen durch das der tiefsten Lagen zu vervollständigen. Wenn in dieser Hinsicht aus den Vorkommnissen aus dem am besten bekannten Becken, dem Genfersee, ein Schluss erlaubt ist, so würde allerdings keine große Zahl neuer Formen zu erwarten sein.

In seiner großen Monographie Le Léman, Bd. 3, 1902, führt Forel an Oligochäten des Genfersees auf:

Chaetogastor limnaei und *diaphanus*, *Nais elinguis*, *Stylaria lacustris*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Psammoryctes barbatus* und *velutinus*, *Tubifex tubifex*, *Bythonomus lemani*, *Claparedilla meridionalis*, dann als Uferbewohner die Lumbriciden *Eisenia foetida* und *veneta*, var. *hortensis*, *Helodrilus oculatus*. Diesem Verzeichnis kann ich noch *Bichaeta sanguinea* anfügen, die neben *P. velutinus* und *barbatus*, *Tubifex tubifex* und *Tub. spez.*, *Limnodrilus udekemianus*, *Bythonomus lemani* vorhanden waren in Material, dessen Zusendung ich der Güte von Herrn Professor Dr. Blanc in Lausanne verdanke. Ein gar nicht seltener *Stylodrilus* schien mir eher *S. vejdovskyi* als *heringianus* anzugehören, wie denn Piguet diese letztere Diagnose als zweifelhaft bezeichnet. Mit Ausnahme der *Naididae* sind alle anderen Seebewohner auch in großen Tiefen, zum Teil bis 120 m, konstatiert worden, die jedoch mit einer oder zwei Ausnahmen anderwärts als der Uferregion zugehörig erkannt worden sind. Diese Ausnahmen betreffen die berühmte *Bythonomus lemani*, die nach Michaelsen der *Claparedilla meridionalis* und *Lumbriculus variegatus Claparède* entspricht, von diesem aber auch in der Rhone und in Bächen der Umgebung von Genf beobachtet worden

ist, somit kaum als typische Tiefseeform angesprochen werden kann. Es verbleibt endlich einzig *Psammoryctes velutinus*, die als solche gelten müsste; doch habe ich sie vor kurzem in einem Bache entdeckt. Bis eine größere Zahl von weiteren Beobachtungen vorliegt, wird also nicht entschieden werden können, ob sie da oder dort ihre eigentliche Heimat hat. Mir scheint dadurch der Beweis erbracht, dass es nicht sowohl die Tiefen-, als weit eher die Fauna der Uferzonen ist, die in tief- und hochgelegenen Gewässern, und da in den verschiedensten Tiefen je nach den besonderen Verhältnissen sich ansiedelt. Oder: bei den Oligochäten ist es zur Zeit noch nicht möglich, eine aus besonderen Arten zusammengesetzte Tiefen- einer wiederum eigenartigen Uferfauna entgenzustellen.

Eigentümlich ist, dass *P. plicatus* im Genfersee noch nicht getroffen wurde; wenn nicht alles trügt, so wird sie auch da nicht fehlen.

Eine Andeutung wenigstens darüber, wie sich die großen Verschiedenheiten in den Befunden an den einzelnen Seebecken, abgesehen von der mangelhaften Durchforschung erklären lassen, soll weiter unten versucht werden.

Bereits ist berührt worden, wie auch die Lumbriciden gern an den feuchten Bach-, Fluss- und Seeufern sich ansiedeln. Ihre Liste ist eingangs gegeben und es sei nochmals darauf hingewiesen, ohne ihre speziellen Fundorte zu erwähnen. Sie werden bald da, bald dort gelegentlich erbeutet, ohne dass die meisten gerade auf das feuchte Medium angewiesen wären. Nur in solchem dagegen treffen wir *Eiseniella tetraedra* mit ihren Varietäten, *Allolobophora limicola* und *Helodrilus oculatus*.

Es mag am Platze sein, nochmals zu betonen, dass das Bild der Oligochätenfauna der Seen der Schweiz, wie es hier zu skizzieren versucht wurde, eben bloß eine Skizze ist und von einem abschließenden Urteil nicht die Rede sein kann.

Aber auch die Art, wie kleinere Gewässer sich bevölkern und welchen Anteil die Oligochäten daran nehmen, gewährt Interesse. Noch viel weniger als bei den zugehörigen Seebewohnern wollen die vorliegenden Beobachtungen in ein Schema passen. Sie machen bis jetzt nur das Bedürfnis rege, ein möglichst ausgedehntes Material von Thatsachen zusammenzutragen, das vielleicht dann eher leitende Gesichtspunkte über die Verbreitungs- und Lebensbedingungen dieser unscheinbaren Tierwelt erkennen lässt.

Nehmen wir zunächst einmal vereinzelte Funde einzelner Arten vor: *Aeosoloma hemiprichi* belebte einst in großer Menge einen Straßengraben bei Zürich, der aber auch nicht selten trocken lag. *Naidium uniseta* wurde zuerst in dem reichlich mit Limonit durchsetzten Schlamm eines kleinen Grabens in einem Streueriet bei Zürich getroffen, später aber auch in einem Bächlein bei Ascona. *Dero perrieri* kam in einem der lehmigen Tümpel im Hard bei

Zürich vor, ebenso auch *Slavina appendiculata,* die sonst augenscheinlich mehr Gewässer von torfigem Charakter liebt.

Aber weit verschiedener ist die Art, wie sie in solchen kleinen Gewässern sich vergesellschaften. In dem Sumpfgebiet zwischen Oerlikon und der Glatt kommen mehrere Bächlein und Tümpel stehenden Wassers vor, welch letztere zum Teil wenigstens von Torfaushub herrühren. Die geringe Entfernung, welche alle zu verzeichnenden Fundstellen voneinander aufweisen — im Maximum etwa $1^1/_2$ km —, ließ von vornherein eine recht gleichartige Oligochätenbevölkerung erwarten. In der That aber lieferten die Beobachtungen ein ganz anderes Ergebnis. So enthielt eine Probe aus einer mit Moos bewachsenen, meist unter Wasser stehenden Stelle (1):

1. *Rhyacodrilus falciformis*
2. *Stylodrilus spex.* (nicht geschlechtsreif)
3. *Mesenchytraeus spex.* (nicht geschlechtsreif)
4. *Enchytraeus argenteus*
5. *Fridericia polychaeta*

Davon ist *E. argenteus* eine auch in trockenen Lagen häufige Art; die übrigen sind Wasserformen, resp. großer Feuchtigkeit bedürftig.

Ein Graben (2) mit schlickhaltigem Boden und stinkendem Wasser beherbergte in Menge *Tubifex tubifex* und *Lumbriculus variegatus* etwas spärlicher. Beide fanden sich auch im Schlamme des Bächleins vor, in den jener mündet.

Ein anderes Bächlein (3) wies neben den gleichen Arten zahlreich *Bichaeta sanguinea* auf, aber nur an einer ganz bestimmten Stelle, wo der Pflanzenwuchs (*Acorus* und *Nasturtium*) weniger dicht war; ferner zeigte sich *Tubifex heuscheri* und *Limnodrilus claparèdeanus.*

Ein Graben (4) mit stagnierendem, von Limonit gerötetem Wasser enthielt:

1. *Lumbriculus variegatus*
2. *Psammoryctes plicatus,* var. *pectinatus*
3. *Mesenchytraeus spex.* (nicht geschlechtsreif)

Der Schlamm eines weiteren Baches (5) war in seiner Einmündung in die Glatt belebt von:

1. *Limnodrilus udekemianus*
2. „ *claparèdeanus*
3. „ *longus*
4. *Lumbriculus variegatus*
5. *Stylodrilus spex.* (nicht geschlechtsreif)

Dagegen erbeutete ich nahe dabei am Ufer der Glatt selber und unter Wasser (6):

1. *Nais elinguis*
2. *Stylodrilus spex.*
3. *Enchytraeus buchholzi*
4. „ *argenteus*
5. *Enchytraeus spex.*
6. *Henlea ventriculosa,* zudem *Eiseniella tetraedra*

Man sieht hier wieder deutlich, wie den eigentlichen Wasserbewohnern in den Enchytraeen und der *Henlea* amphibische Arten beigemischt sind.

Ein Torftümpel (7) war belebt von:

1. *Tubifex heuscheri*
2. *Lumbriculus variegatus*
3. *Trichodrilus allobrogum*

Letztere ist bis jetzt erst bei Genf (von Claparède) beobachtet worden.

Einem benachbarten ähnlichen Tümpel (8) entnahm ich:

1. *Tubifex spez. (tubifex?)*
2. *Limnodrilus claparèdeanus*
3. *Limnodrilus spez.*

Von zwei weiteren Tümpeln enthielt das eine (9) die offenbar gleichen Arten wie das eben erwähnte, das andere (10):

1. *Nais elinguis*
2. *Dero obtusa*
3. „ *furcata*
4. *Chaetogaster diastrophus*
5. *Slavina appendiculata*
6. *Tubifex heuscheri*
7. *Lumbriculus variegatus*
8. *Marionina spez.*

Beide dieser letzteren Gewässer waren reich an Wasserpflanzen; jenes an *Potamogeton*, *Myriophyllum* und Algen, dieses an *Nymphaea*, *Myriophyllum* und *Utricularia*. (Fortsetzung folgt.)

Biologie der Pflanzen mit einem Anhange: Die historische Entwickelung der Botanik.

Von J. Wiesner.

Wien 1902. Alfred Hölder's Verlag.

Wenn wir nicht irren, war es Wiesner, der in dem zweiten Bande der ersten Auflage seiner Elemente der wissenschaftlichen Botanik als der erste den Versuch machte, die damals noch junge Wissenschaft der Pflanzenbiologie einer zusammenfassenden Darstellung zu unterziehen. Veranlasst durch die sich schnell mehrenden Fortschritte auf diesem Wissensgebiete hat er dann später demselben einen ganzen Band, den dritten des Gesamtwerkes, gewidmet, welcher jetzt, nachdem er seit Jahren aus dem Buchhandel verschwunden war, in zweiter Auflage vorliegt. Die Anordnung des Stoffes ist bei der Neuauflage im ganzen dieselbe geblieben, in den vier Hauptabschnitten werden nacheinander die Biologie der vegetativen Prozesse, die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung, die Verbreitung der Pflanzen und die Abstammungslehre besprochen; die Darstellung selbst aber ist entsprechend den Fortschritten der Biologie und den vielfach veränderten Grundanschauungen an vielen Stellen erweitert und umgestaltet worden. Den Grundton des ganzen Werkes giebt die rein mechanistische Auffassung des organischen Lebens an. Dem Charakter des zunächst für den Studierenden bestimmten Lehrbuches entspricht es, dass der Verfasser in erster Linie das gesicherte Thatsachenmaterial berücksichtigt; er weist aber, indem er die abweichenden Auffassungen verschiedener Forscher neben einander diskutiert, auch auf die für den

Fachmann im Mittelpunkt des Interesses stehenden offenen Fragen hin und nimmt Stellung zu ihnen, indem er zugleich durch die Angabe der wichtigeren Litteratur den Weg zum tieferen Eindringen in den Gegenstand zeigt. Gewinnt schon dadurch das Buch auch für den Fachmann den Wert eines schnell orientierenden Nachschlagwerkes, so wird es noch besonders schätzbar, weil in ihm diejenigen biologischen Fragen, an deren Lösung der Autor selber in hervorragender Weise mitgearbeitet hat, wie z. B. die Beziehungen der Vegetation zum „Lichtklima" u. a. m. in klarer, präziser Weise zusammenfassend behandelt sind. Im Anhange ist wie in der 1. Auflage eine Darstellung der historischen Entwickelung der Botanikgegeben.

Druck und Ausstattung des Buches sind gut, die Textfiguren, deren Zahl gegen die erste Auflage um 15 vermehrt ist, sind klar und zweckentsprechend. Die beigegebene botanische Erdkarte giebt eine Darstellung der Florenreiche nach Drude, dessen pflanzengeographisches System neben den Systemen von Schouw, Grisebach, Engler im dritten Abschnitt des Buches in Uebersicht mitgeteilt wird. **Giesenhagen.** [80]

Die Tierwelt der Schweiz in ihren Beziehungen zur Eiszeit.

Von Prof. Dr. F. Zschokke.

Basel, Benno Schwabe 1901, 71 S., Okt.

Die vorliegende, überaus anziehend geschriebene Abhandlung stellt die wesentlich erweiterte Rektoratsrede Zschokke's dar und bietet ein farbenprächtiges, buntbewegtes Bild alpinen Tier- und Pflanzenlebens, das auf jeden Freund naturwissenschaftlicher Schilderungen einen großen Reiz ausüben muss. Der Kernpunkt der vorliegenden Schrift liegt in dem Nachweis der Beziehungen, welche die jetzige Alpenfauna mit ihrer ursprünglichen hochnordischen Heimat verknüpft und in der Schilderung jener Brücken, welche den Zusammenhang alpiner und arktischer Tierwelt erschließen lassen. Eine besonders eingehende Würdigung nach dieser Richtung hin erfährt die niedere Wasserfauna. Nicht nur, dass die Tiergeographie und Paläontologie hier zu Worte kommen, nein auch der Biologie wird ein gebührender Raum gewährt, um den Zusammenhang der beiden Faunengebiete gebührend zu kennzeichnen. Denn, um mit Zschokke's eigenen Worten zu sprechen, Tiergeographie und Biologie erhellen als Leuchten eine Vergangenheit, welche die Paläontologie mit Dunkel bedeckt. Namentlich bei den niederen Alpentieren muss die Biologie für die Paläontologie eintreten, weil die letztere, wie Zschokke so treffend sagt, leider allzu oft stumm bleibt. Die Summe von interessanten Einzelthatsachen, welche uns in Zschokke's Buch zu einem wohlgeformten Ganzen vereinigt dargestellt wird, ist so groß, dass es schwer wäre, die bemerkenswertesten herauszugreifen, denn sie umspannt die ganze Tierreihe von den landbewohnenden Säugern bis hinab zur Planktonwelt alpiner Seen und Bäche. **R. F. Fuchs** (Erlangen). [78]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Januar 1903. № 2.

Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle.

Von **Richard Hertwig** (München).

Als ich vor 14 Jahren meine Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei Protozoen mit Untersuchungen über die Konjugation der Paramaecien begann, kam ich zum Resultat, dass die Befruchtung nicht die Aufgabe haben könne, die durch vorhergegangene lebhafte Vermehrung erloschene Teilungsfähigkeit der Infusorien wieder herzustellen, sondern im Gegenteil die übermäßig gesteigerte Lebensfunktion und Teilungsenergie zu mäßigen, damit sie nicht zum Untergang des Organismus führen[1]). Die Befruchtung ist kein excitatorischer, sondern ein regulatorischer Vorgang. Ich gelangte zu dieser Auffassung durch die experimentell leicht zu bestätigende Thatsache, dass Paramaecien zur Zeit, in welcher sie in Konjugation treten, eine gesteigerte Teilfähigkeit besitzen, dass ferner bei der Konjugation die Nebenkerne in Funktion treten, also Teile des Kernapparats, welche vorher im Leben des Infusors keine größere Rolle gespielt und daher, ähnlich

1) R. Hertwig (1889). Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., II. Kl., Bd. 17, Abt. I.

den Geschlechtszellen der Metazoen, keinen Verbrauch an Lebensenergie erfahren haben. Durch Ausblicke auf die Verhältnisse der Metazoen ließ ich schon damals keinen Zweifel, dass ich meine Auffassung vom Wesen des Befruchtungsprozesses nicht auf Infusorien beschränkt, sondern auf alle Organismen ausgedehnt wissen wollte.

Die Idee, dass die Befruchtung die Aufgabe habe die Lebensprozesse zu regulieren und zu hemmen, hat zunächst etwas Paradoxes, wenn man sieht, dass bei höheren Pflanzen und Tieren die Befruchtung Ursache ist, dass die bis dahin ruhende Eizelle nun plötzlich eine energische Teilungsfähigkeit entwickelt. Indessen dieses Paradoxon ist nur scheinbar. Beim Befruchtungsprozess vielzelliger Organismen tritt eine Erscheinung, die „Entwickelungserregung" so sehr in den Vordergrund, dass sie den wichtigsten Charakter der Befruchtung auszumachen scheint, im Vergleich zu einer zweiten Erscheinung, der Vereinigung zweier Geschlechtskerne zu einem einzigen kombinierten Kern, der *„Amphimixis"* (Weismann). Gleichwohl kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die *Amphimixis* das Wesentliche bei der Befruchtung ist, die Entwickelungserregung dagegen etwas Accidentelles, welches sich bei vielzelligen Organismen der *Amphimixis* beigesellt hat und zwar, wie ich an anderer Stelle auseinandergesetzt habe, als eine notwendige Konsequenz der Vielzelligkeit[1]).

Schon in meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien habe ich versucht, mir von dem „regulatorischen Einfluss" der Befruchtung eine bestimmte Vorstellung zu bilden, und zwar in folgender Weise. Die Funktion der Zelle beruht auf einer Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma. Je länger dieser Prozess dauert, um so energischer wird sich diese Wechselwirkung gestalten, besonders bei Lebewesen von höherer Organisationsstufe, bei denen die größere Energie der Lebensvorgänge auch die größere Gefahr einer schädigenden Wirkung derselben mit sich bringt. Daher zunächst einmal die Nötigung, zeitweilig auf ruhende Zellen, auf Geschlechtszellen, resp. auf ruhende Kerne, Nebenkerne der Infusorien zurückzugreifen, wenn eine bestimmte Organisationsform, wie sie in einer Art ausgeprägt ist, vor dem Untergang bewahrt werden soll. Was nun ferner das zweite, konstantere, weil überall wiederkehrende Merkmal der Befruchtung anlangt, die Vereinigung von zweierlei Geschlechtszellen, so suchte ich mir dasselbe durch die Hypothese zu erklären, dass die Einführung eines fremden Elementes, wie es der Kern des Spermatozoon ist, auf das Ei einen hemmenden Ein-

1) R. Hertwig (1899). Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitzungsber. Gesellsch. Morph. u. Phys. München, Bd. 15.

Ders. (1902). Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. math. phys. Kl. Akad. München, Bd. 32.

fluss ausüben muss, insofern er noch nicht wie der Eikern auf das Protoplasma des Eies abgestimmt ist. Bei Inzucht und der ihr entsprechenden großen Gleichartiigkeit der Kerne wird diese Hemmung zu gering ausfallen, bei zu bedeutender Differenz der beiden Erzeuger zu groß, so dass die geschlechtliche Fortpflanzung bei einem mäßigen Unterschied der Eltern ihr Optimum findet.

In späteren Veröffentlichungen habe ich noch einen Schritt weiter gethan im Bestreben, die hier kurz skizzierte Auffassungsweise bestimmter zu fassen, und zwar war ich bemüht die Vorstellungen über den Stoffaustausch von Protoplasma und Kern zu klären[1]). Durch fortgesetzte Kultur von Actinosphaerien unter enorm reichem Futter kam ich zum Resultat, dass beim Lebensprozess die chromatische Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma zunimmt, dass aber das normale Verhältnis wieder hergestellt wird, indem überschüssiges Chromatin aus dem Kern austritt und eine Zersetzung in bräunliche Körnchen erfährt, welche ausgestoßen werden. Die Zelle ist somit nicht ausschließlich auf die Befruchtung angewiesen, sondern besitzt eine Selbstregulation, welche bis zu einem gewissen Grad ausreicht, das durch Funktion gestörte Gleichgewicht der Zellteile wieder herzustellen. Eine derartige Selbstregulation muss auch in Thätigkeit treten, wenn man die Zelle hungern lässt. Bei hungernden Zellen nimmt zunächst das Protoplasma ab, die Kernmasse folgt langsam nach, indem sie die besprochene bräunliche Degeneration erfährt. Und so sieht man ganz besonders schön bei hungernden Actinosphaerien die aus dem Chromatin entstandenen braunen Pigmentkörnchen in Menge sich entwickeln und ausgestoßen werden. Analoge Vorgänge, wie ich sie hier für Actinosphaerium beschrieben habe, hatte ich schon vor längerer Zeit bei Monate lang gezüchteten Paramaecien gefunden, Anwachsen der Kernmasse auf Kosten des Protoplasma bei stark fortgesetzter Fütterung, ein Zustand, welcher so hohe Grade erreichen kann, dass Ernährung und Teilung Tage lang zur Ruhe kommen, desgleichen Missverhältnis von Kern und Protoplasma bei hungernden Tieren. In beiden Fällen wird durch Zerstückelung des Kerns und teilweise Resorption desselben das Gleichgewicht wieder hergestellt. Für hungernde Paramaecien hat mein Schüler Kasanzeff neuerdings die Verhältnisse sehr genau untersucht und hat dabei die gleiche bräunliche Degeneration von Kernsubstanz feststellen können, wie ich sie bei Actinosphaerien beobachtet hatte.

Erhält man eine Zelle in unausgesetzter Thätigkeit, wie dies

1) R. Hertwig (1899). Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen. Sitzungsber. Gesellsch. Morphol. u. Phys., Bd. 15.

Ders. (1900). Ueber Physiologische Degeneration bei Protozoen. Ebenda Bd. 16.

bei Protozoen durch ständige übermäßige Fütterung geschieht, so gelangt man schließlich an einen Punkt, an dem die Selbststeuerung der Zelle zu Schanden wird und ihre Organisation aus eigenen inneren Ursachen zu Grunde geht, d. h. eine physiologische Degeneration erfährt. Wie schon Maupas[1]) vor längerer Zeit versucht hat zu beweisen, trägt der Lebensprozess, auch derjenige der Einzelligen, in sich den Keim des Todes. Wie die Mechanismen, so verbrauchen sich auch die Lebewesen und gehen infolgedessen zu Grunde, sofern sie nicht durch besondere Einrichtungen davor bewahrt werden. So konnte ich bei Actinosphaerien verfolgen, dass sie bei lang fortgetzter übermäßiger Fütterung schließlich unter enormem Wachstum ihrer Kerne physiologisch degenerierten. Bei Infusorien bin ich bisher nicht zu einem so extremen Resultat gelangt; wohl aber habe ich beobachtet, dass in den Zeiten, in denen alle Tiere einer Kultur Tage lang unfähig zu Vermehrung und Ernährung waren, viele derselben starben und nur ein Teil nach einiger Zeit der Ruhe die Assimilation und Ernährung von Neuem begann. Der physiologische Tod einzelliger Organismen wird verhindert, indem periodisch durch Befruchtungsprozesse die regulatorischen Kräfte der Zelle verstärkt werden. Bei einem vielzelligen Organismus ist das ausgeschlossen, er ist dem physiologischen Tod verfallen. Damit dieser möglichst lang hinausgeschoben wird, muss ein vielzelliger Organismus von einer befruchteten Eizelle abstammen. Je höher ein Organismus organisiert ist, um so mehr wächst die Gefahr der physiologischen Usur, um so größer wird die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Die hier in Kürze zusammengefasste Vorstellungsweise baut sich auf der Voraussetzung auf, dass das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma der Zelle nicht zufällig, sondern in gesetzmäßiger Weise geregelt ist, dass es für dieses Massenverhältnis eine bestimmte Norm giebt. Ich möchte diesen Gedanken im folgenden einer kritischen Besprechung unterwerfen, und im Anschluss hieran auseinandersetzen, welche Konsequenzen sich aus ihm für das Verständnis der geschlechtlichen Differenzierung und der Zellteilung ergeben.

Dass kleine Zellen im allgemeinen kleine Kerne, große Zellen entweder große Kerne oder zahlreiche kleine Kerne enthalten, ist eine so augenfällige Erscheinung, dass die Idee einer Korrelation von Zell- und Kerngröße in mehr oder minder unbestimmter Fassung schon oft ausgesprochen worden ist. Mir liegt es aber daran dieser Idee eine ganz präzise Fassung zu geben. Dazu bedarf es einwandsfreier Beobachtungen. Wir verdanken solche

1) Maupas, E. (1898). Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et génér., Ser. 2, Bd. 6.

Boveri[1]) für tierische Zellen, Gerasimoff[2]) für Zellen der Pflanzen.

Boveri fand, dass wenn gleichgroße kernhaltige und kernlose Stücke von Seeigeleiern monosperm befruchtet wurden, erstere weniger und größere Zellen und Kerne auf korrespondierenden Entwickelungsstadien haben als letztere. Mit anderen Worten, der Umstand, dass ein nur mit dem Spermakern ausgerüstetes Eistück nur $^1/_2$ so viel Kernmasse enthält, als ein mit Eikern und Spermakern versehenes, ist Ursache, dass jenes sich einmal mehr teilt und daher die doppelte Zahl kleiner Zellen mit kleinen Kernen liefert. — Bei der Entwickelung disperm befruchteter Eier kann der Furchungsprozess unter gewissen Bedingungen derart verlaufen, dass einige Furchungskugeln größere Kerne, andere kleinere Kerne enthalten. Ich schließe aus Boveri's Angaben, dass die größeren Kerne Abkömmlinge des befruchteten Eikerns sind, die kleineren ausschließlich von dem zweiten, nicht zur Konjugation gelangten Spermakern abstammen. Dann machen sich im Pluteus Partien bemerkbar, welche kleinzelliger sind als die Umgebung; sie stammen offenbar von Furchungskugeln, welche nur Abkömmlinge des Spermakernes, also quantitativ genommen Halbkerne enthalten. Und Aehnliches scheint auch bei partiell befruchteten Seeigeleiern vorzukommen, wenn sich nach der Besamung das Centrosoma vom Spermakern trennt und zum Eikern überwandert. Dann teilt sich Ei und Eikern ohne Samenkern. Dieser kommt in eine Furchungskugel zu liegen und verschmilzt mit dem Kern derselben. Damit sind abermals die Bedingungen zu ungleicher Größe der Zellen der Gastrula und des Pluteus gegeben. Offenbar erklärt sich in dieser Weise das schon vor längerer Zeit von Boveri beschriebene ungleiche Aussehen der einzelnen Hälften resp. Quadranten der partiell befruchteten Larven.

Aber auch das Gegenteil des hier Besprochenen, eine Vergrößerung der Furchungszellen auf das Doppelte, hat Boveri erzielt. Es ist ihm „gelungen, Zweiteilung des Eies mit der doppelten Normalzahl, also bei *Strongylocentrotus* mit ca. 72 anstatt 36 Chromosomen zu erzielen. Die Larven enthalten dem entsprechend viel größere Kerne als die aus normalen Kontrolleiern und im Zusammenhang damit viel größere und viel weniger Zellen. Sie zeigen nur etwa die Hälfte der normalen Mesenchymzellenzahl etc.“

Ein Experiment, welches im Prinzip auf das Gleiche hinaus-

1) Boveri (1902). Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Mediz. phys. Gesellsch. Würzburg N.F., Bd. 35.

2) Gerasimoff (1901). Ueber den Einfluss des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.

Ders. (1902). Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge der Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Phys., Bd. 1.

läuft wie das zuletzt besprochene Experiment Boveri's hat Gerasimoff an Spirogyra angestellt. Durch Kältewirkung kann man bei diesen Algen die Zellteilung so modifizieren, dass das eine Teilprodukt bei der Verteilung der Tochterkerne leer ausgeht, das andere Teilprodukt beide Kerne erhält oder auch einen einzigen Kern von doppelter Masse, weil das gesamte Material der Teilspindel sich zu einem Kern wieder vereinigt hat. Die Folge ist, dass die mit Kernmaterial überreich versehene Zelle erst stark heranwachsen muss, ehe eine erneute Teilung eintritt und dass Spirogyrenfäden entstehen, bei denen nicht nur die Kerne, sondern auch die Zellkörper bedeutend größer sind, als die Kerne und Zellen der normalen Fäden. Und so hat sich durch die Versuche Boveri's und Gerasimoff's für Pflanzen und Tiere in gleicher Weise herausgestellt, dass bei Zellen gleicher morphologischer Bedeutung die Halbierung der Kernmasse zu Zellen von halber Größe führt, die Verdoppelung der Kernmasse dagegen eine Vergrößerung der Zelldimensionen zur Folge hat. Gerasimoff schließt daher mit Recht, dass die Kerngröße die Zellgröße bestimmt.

Im Anschluss an diese hoch bedeutsamen Erfahrungen komme ich auf eine sehr auffällige Erscheinung bei Protozoen zu sprechen, die so sehr verschiedene Größe, welche Individuen einer und derselben Species haben können. Ich sehe hierbei von den Größenunterschieden ab, welche durch multiple Teilung im Verlauf der Fortpflanzung herbeigeführt werden, und beschränke mich auf die Größenunterschiede, welche durch Fütterungseinflüsse bedingt werden. Lässt man ein Actinosphaerium von mittlerer Größe (0,5 mm) hungern, so schrumpft es, so fern keine Encystierung eintritt, bis zu einer Größe von wenigen Hundertstel mm, ehe es abstirbt. Eine enorme Veränderlichkeit der Größe beobachtete ich auch bei *Dileptus gigas*. Gut gefütterte Tiere sind bis zu 0,7 mm lang und 0,12 mm breit[1]). Durch Hungern erzielt man Zwerge, deren Länge 0,04 mm, deren Breite 0,02 mm beträgt. Ganz anders verhalten sich die verschiedenen Paramaecienarten. Hier variieren die Größen äußerst wenig. Wallengren[2]) fand, dass die Dimensionen von Breite und Länge infolge von Hunger nicht einmal auf die Hälfte zurückgeht, worauf die Tiere sterben. Mittlere Grade der Größenunterschiede bietet *Stentor caeruleus*.

In einer äußerst interessanten, ideenreichen Schrift, auf die ich noch ausführlicher zurückkommen werde, da meine Auffassungen mit denen des Verfassers viele Berührungspunkte bieten, führt

1) Die hier und im folgenden gegebenen Maße beziehen sich ausschließlich auf den Körper nach Ausschluss der rüsselartigen Verlängerung am vorderen und des Spitzchens am hinteren Ende.

2) H. Wallengren. Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 1.

Jickeli[1]) die hervorgehobenen Größenunterschiede bei Protozoen auf die starke Teilfähigkeit hungernder Tiere zurück. In dieser Behauptung steckt ein Korn Wahrheit; der Hauptsache nach trifft sie aber nicht zu. Richtig ist, dass hungernde Tiere sich unter Umständen — ich werde später mich mit dieser Frage noch zu beschäftigen haben — teilen können. Diese Teilungszustände sind aber in den von mir untersuchten Fällen spärlich, sie spielen speziell bei den von mir als Paradigmen gewählten Protozoen keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Viel wichtiger ist eine andere Erscheinung, die Regulierbarkeit des Kernapparats. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, wird die Kernmasse hungernder Tiere proportional dem Plasmaschwund verkleinert. Diese Accomodationsfähigkeit des Kernapparats ist je nach der Beschaffenheit desselben bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene; einen ganz enormen Grad erreicht sie bei *Actinosphaerium* und *Dileptus*, beides Formen, welche viele Hundert von gut charakterisierten Kernen *(Actinosphaerium)* oder isolierten Kernstücken, *(Dileptus)* haben. Hier können einzelne Teile der gesamten Kernmasse, wie man mikroskopisch nachweisen kann, aufgelöst werden, während andere intakt bleiben. Ein Dileptus-Riese hat so enorm viel Kernstücke, dass man sie nicht zählen kann, wohl über Tausend; Dileptuszwerge nur etwa 50—100. Bei der Reduktion der Körpergröße sind die meisten Kernstücke resorbiert worden. Aehnlich verhält sich *Actinosphaerium*, bei dem ich feststellen konnte, dass von den Hunderten von Kernen schließlich nur noch einige wenige, 1—2 in extremen Fällen, vorhanden waren[2]). Ganz anders verhält sich in dieser

1) Carl Jickeli (1902). Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.

2) Trotz ihres gleichartigen Verhaltens bei der Hungerreduktion habe ich hier einen Unterschied zwischen Kernen und Kernstücken gemacht, um zwischen beiderlei Bildungen einen unter normalen Zuständen vorhandenen Unterschied in ihrem physiologischen Verhalten zum Ausdruck zu bringen. Die Kerne eines *Actinosphaerium* sind von einander nicht nur morphologisch gesondert, sondern auch in hohem Grade physiologisch unabhängig: ein jeder Kern hat seinen Teilungsrythmus für sich und ist in seiner Teilung von der Teilung des Ganzen unabhängig. Wenn ein *Actinosphaerium* sich teilt, werden die vorhandenen Kerne auf die Tochtertiere verteilt. Ganz anders verhält sich *Dileptus*. Zwar sind die Kernstücke auch hier morphologisch vollkommen von einander gesondert und nicht etwa, wie die beiden Kernovale einer *Stylonychia* durch dünne Fädchen verbunden. Wohl aber besteht ein physiologischer Zusammenhang in der Weise, dass sie in ihrer Gesamtheit auf das Ganze bezogen sind. Dies kommt bei der Teilung zum Ausdruck. Bei der Teilung verbinden sich die einzelnen Kernstücke unter einander zu maeandrisch verästelten, stellenweise netzförmig verbundenen Strängen. Dieses einheitliche Kernnetz wird bei der Teilung durchschnürt. Man sieht, dass es nicht nur zwischen Einzelligkeit und Vielzelligkeit, sondern auch zwischen Einkernigkeit und Vielkernigkeit Uebergänge giebt. Morphologisch ist *Dileptus* vielkernig, physiologisch einkernig. Eine weitere Abstufung in der physiologischen Abhängigkeit morphologisch ge-

Hinsicht *Paramaecium.* Hier ist nur ein einziger, großer, kompakter Kern vorhanden, der der Reduktion Schwierigkeiten bereitet. Um dieselbe zu erleichtern, wird er in wenige Stücke zerlegt; aber auch so ist die Regulierbarkeit der Kernmasse offenbar eine sehr unvollkommene, so dass verhältnismäßig schnell, bei einer bedeutenden Größe, der Hungertod eintritt. Auch tritt der Hungertod unter ganz besonderen Erscheinungen ein; der Kern fängt an sich zu zersetzen, das Protoplasma wird von Vakuolen gebläht, während bei Dilepten die normale Körpergestalt fast bis zum Ende beibehalten wird. Die Stentoren, bei denen vermöge des rosenkranzförmigen Baues die Kernmasse mehr verteilt ist, nehmen zwischen Paramaecien und Dilepten eine Mittelstellung ein.

Wir haben im vorhergehenden sehr komplizierte Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma kennen gelernt. Verkleinerung der Kernmasse führt zu Verkleinerung der Zellgröße (Boveri), Vergrößerung der Kernmasse zu einer Vergrößerung der Zelle (Gerasimoff, Boveri). Andererseits kann aber auch Schwund des Plasmas zu einer Reduktion des Kernmaterials Veranlassung werden. Diese Verhältnisse kann man nur erklären, wenn man die oben vertretene Annahme macht, dass jeder Zelle normalerweise eine bestimmte Korrelation von Plasma- und Kernmasse zukommt, welche wir kurz die „Kernplasmarelation" nennen wollen.

Aber die Verhältnisse sind in der Natur noch komplizierter und zwar dadurch, dass die Möglichkeit gegeben ist, die Korrelation von Kern und Protoplasma unter der Einwirkung äußerer Einflüsse umzuregulieren. Wir kommen damit an den Punkt, wo die Korrelation von Kern und Plasma für die Erklärung der Sexualität von Bedeutung wird, und damit zu dem zweiten Abschnitt dieser Ausführungen. Ich will zunächst die Fähigkeit, die normale Kernplasma-Relation umzuregulieren an Beispielen aus der Gruppe der Protozoen erläutern.

Kasanzeff[1]) hat gezeigt, dass, wenn hungernde Paramaecien sich teilen, ihr Körper kleiner ist als der Körper gefütterter, in Teilung begriffener Tiere, der Kern dagegen nicht nur relativ, sondern absolut größer. Ich schließe aus diesem unter meiner Leitung gewonnenen Resultat, dass hier der Organismus eine Umregulierung erfahren hat. — Durch monatelange Züchtung von Actinosphaerien unter starkem Futter habe ich eine

---

trennter Kerne liefern die Arcellen. Bei der Teilung dieser Tiere teilen sich sämtliche Kerne synchron karyokinetisch, so dass jedes Tochtertier von jedem Kern einen Tochterkern empfängt. Ich habe das früher für die vielkernige *Arcella vulgaris* nachgewiesen und inzwischen für eine zweikernige Art häufig bestätigt gefunden.

1) W. Kasanzeff (1901). Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum.* Inaug.-Dissert., Zürich 1901.

Zunahme der Kernmasse zu Ungunsten des Protoplasma erzielt. In einem Fall, in dem die durch eigentümlichen Habitus ausgezeichnete Kultur nicht unter der Erscheinung der Riesenkernbildung zu Grunde ging, war diese Kernhyperplasie eine enorme; sie erhielt sich Wochen lang, ohne dass Ernährung, Wachstum, Teilung, Bewegung behindert gewesen wären. Schließlich trat auch hier der Tod ein, indem die kernhaltige Marksubstanz ausgestoßen wurde und der Rest des Tiers zu Grunde ging.

Ein drittes Beispiel! Seit Monaten kultiviere ich *Dileptus gigas* unter reichlicher Fütterung. Ich konnte feststellen, was ich schon vor einem Jahrzehnt für Paramaecien durch Monate lang fortgesetzte Zählkulturen bewiesen und auch in mehreren Aufsätzen kurz und ohne Mitteilung der Zähllisten veröffentlicht habe[1]), dass auf Perioden energischer Fütterung und Vermehrung Zeiten eintreten, in denen der Organismus der Rekonstruktion bedarf. Die Tiere hören auf zu fressen und vermehren sich nicht mehr, manche gehen sogar zu Grunde. Dann beginnt nach Tagen die Nahrungsaufnahme und Vermehrung von neuem, steigt rapid an, bis nach Wochen langer Kultur abermals das Bedürfnis nach Rekonstruktion sich geltend macht und der soeben beschriebene Symptomkomplex sich wiederholt.

In den beständig unter überreichen Futterbedingungen gehaltenen Kulturen ergaben sich bezüglich der Körpergröße ganz enorme Schwankungen und zwar bei Tieren, die mit Stentormaterial sich so voll gefressen hatten, dass sie ganz blaugrün erschienen. Zur Größenbestimmung benutzte ich die Teilungsgröße der Tiere, den Zeitpunkt, auf welchem die etwas schräg verlaufende Teilfurche einzuschneiden beginnt. Das kleinste derartige Tier maß 0,26 mm Länge und 0,072 Breite, das größte 0,68 und 0,12; das letztere hatte somit etwa 10 mal so viel Substanz als das erste. Die Faktoren, welche diese so auffälligen Unterschiede in der Körpergröße bedingen, sind äußerst komplizierter Natur. Zunächst einmal spielt die Temperatur eine wichtige Rolle. Als ich Dilepten aus einer Temperatur von 19° in den Brutofen mit 25° brachte, vermehrte sich die Zahl der auf einen Tag entfallenden Teilungen auf das dreifache, dagegen sank die Teilgröße ganz erheblich, um nach einigen Tagen bei gleicher Vermehrungsintensität wieder zuzunehmen, ohne dass aber die ursprünglichen Maße wieder erreicht worden wären. Umgekehrt wuchs die Teilungsgröße, wenn

1) Neuerdings ist diese Erscheinung auch von Calkin (Studies on the Life History of Protozoa. I The life-cycle of *Paramaecium caudatum*. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 15, 1902) bestätigt worden. Calkin spricht von einer periodisch eintretenden Depression. Er beschränkt sich darauf, diese Depression nach der Vermehrungsrate zu bestimmen, ohne nach etwaigen Organisationsveränderungen zu forschen.

die Dilepten in kühle Temperatur (12° C.) verbracht wurden und nun die Vermehrung rapid herunterging.

Noch energischer als durch Temperatur wird die Teilungsgröße durch den Züchtungszustand der Dilepten bedingt; sie wird ganz besonders erhöht, wenn eine Zeit der Rekonstruktion abgelaufen ist und nun die Futteraufnahme und Teilung aufs Neue beginnt.

Endlich veranlasst lang fortgesetzte starke Fütterung ebenfalls eine Zunahme der Körpergröße. Abgesehen von Temperatureinflüssen ist die Teilgröße des Dilepten jetzt im Durchschnitt größer, als zur Zeit, da ich meine Versuche begann. Bei den außergewöhnlich großen Maßen, welche ich oben mitgeteilt habe, wirkten alle 3 Momente zusammen: 1. monatelang fortgesetzte Kultur, 2. niedere Temperatur (15° C.), 3. das Erwachen erneuter Ernährung und Teilung nach einer besonders langen Rekonstruktionszeit. Bei dem kleinsten gemessenen Individuum war das bestimmende für die Größenabnahme der Uebergang zu hohen Temperaturen (von 19° C. auf 25) zu einer Zeit, wo die Rekonstruktionsperiode schon vorüber war und die Tendenz bestand die Körpergröße wieder herabzumindern.

Um nun verständlich zu machen, wie ich mir das Anwachsen der Körpergröße erkläre, muss ich noch einmal auf *Paramaecium* zurückgreifen. Zur Zeit, in welcher *Paramaecium* die Depressionsperiode durchzumachen hat, findet man seinen Hauptkern enorm vergrößert. Erst wenn die Größe wieder herabgemindert ist, beginnt die Nahrungsaufnahme und Teilung. Da ich auch bei *Actinosphaerium* die funktionelle Kernhyperplasie, welche zum Stillstand in Assimilation und Teilung führt, nachgewiesen habe, nehme ich an, dass bei Dilepten die Depression durch gleiche anatomische Veränderungen herbeigeführt ist. Man bekommt bei histologischer Untersuchung in der That auch den Eindruck, dass ein Uebermaß von Kernsubstanz vorhanden ist, wenn auch die Beschaffenheit des Kernapparates präzise Angaben erschwert.

Ich nehme nun an, dass bei den Dilepten in der Zeit der Rekonstruktion die Nahrungsaufnahme beginnt, ehe die Kernmasse auf ihr Normalmaß zurückgeführt ist; dann wird das eintreten, was Gerasimoff bei Spirogyren mit vergrößertem oder doppeltem Kern beobachtet hat: die Vergrößerung der Kernmasse führt zu einer entsprechenden Massenzunahme des Protoplasma, ehe es zur Teilung kommt. Wenn nun auch die Größensteigerung von Kern und Zelle, wie die Beobachtung lehrt, bei Dilepten allmählich wieder gemindert wird, so erreicht die Abminderung doch nicht die ursprüngliche Norm. Und so würde öftere Wiederholung der Erscheinung eine allmähliche Größenzunahme verständlich machen.

Ich habe noch weitere Veranlassung anzunehmen, dass im Verlauf meiner Kultur bei den Dilepten eine Zunahme der Kern-

substanz stattgefunden hat. Das sind die Resultate der Hungerkulturen, die ich in sehr großer Zahl immer in Zwischenräumen von einigen Tagen von der Hauptkultur abzweigte und bis zu ihrem Ende fortführte, um die jeweilige Beschaffenheit der kultivierten Tiere noch von einer anderen Seite aus charakterisieren zu können. Das Schicksal solcher Hungerkulturen ist nicht immer das gleiche, worauf ich noch später zurückkommen werde. Hier interessieren uns nur die sicherlich 90 % aller Hungerkulturen ausmachenden Zuchten, bei welchen die Tiere in der schon erwähnten Weise verhungerten und unter Abnahme von Kern- und Protoplasmamasse eine Kleinheit erreichten, bei welcher sie sich zusammenkugelten, als wollten sie sich encystieren, nach kurzer Zeit aber abstarben. Es hat sich nun herausgestellt, dass es in der ersten Zeit der Kultur den Dilepten möglich war, geringere Körpergröße und eine geringere Zahl von Kernstücken zu erzielen, als später. Das Mindestmaß betrug am Anfang eine Größe von 0,03, in seltenen Fällen sogar 0,02 mm. Diesen Größen entsprachen 50—60, oder sogar nur 20 Kernstücke. In der letzten Zeit waren die Kugeln oft ansehnlich groß mit vielen Kernen. Ganz ausnahmsweise wurde ein Mindestmaß von 0,03 mm mit ca. 100 Kernstücken erreicht. Da die Zahl der Kernstücke eine im Vergleich zur Körpergröße sehr bedeutende ist, nehme ich an, dass die Kernmasse im Lauf der Kultur zu sehr gewachsen war, um noch in gleichem Maß wie früher eine Verkleinerung zu erfahren, was den frühzeitigen Tod veranlasste.

Ein weiteres der Gruppe der Protozoen entnommenes Beispiel leitet uns unmittelbar auf die eigentümlichen Kernregulationen bei der geschlechtlichen Differenzierung vielzelliger Tiere und Pflanzen über.

Ich habe schon oben von den Actinosphaerien gesprochen, bei denen am Schluss der Kultur der ganze *Habitus* merkwürdig verändert und die Zahl der Kerne so enorm gesteigert war. Als ich dieselben durch Hunger zur Encystierung zu bringen versuchte, gelang es anfänglich noch, normale befruchtete Cysten zu erzielen, später wurde der Verlauf auf immer früheren Stadien pathologisch, bis die Tiere schon auf dem Stadium der Muttercyste abstarben. Kurz vor dem Absterben konservierte Muttercysten färbten sich in Carmin purpurn und bestanden fast nur aus dicht gedrängten Kernen. Aber auch in den Fällen, in denen die Encystierung zum normalen Abschluss gelangte, zeigten die befruchteten Cysten ihre Besonderheiten; sie hatten den halben Durchmesser der Cysten, welche ich am Anfang der Kultur erhalten hatte, hatten demgemäß nur etwa $^1/_8$ der Masse der letzteren, manchmal sogar noch weniger als $^1/_8$, da die Cystenhülle nur sehr unvollständig vom Protoplasma ausgefüllt wurde.

Der Kern dieser Mikrocysten war nicht erheblich verkleinert und besaß nahezu die gleiche Größe wie der Kern der normal großen

Cysten. Es war somit ein Missverhältnis von Kern und Cystengröße vorhanden, welches auch auf den die Befruchtung vorbereitenden Stadien (während der Teilung der Primär- in die Sekundärcysten) sehr auffällig war, indem die Kernspindel fast die ganze Cyste erfüllte.

In der Verkleinerung der Cyste bei gleichbleibender Kerngröße ist eine Abänderung der Entwickelung in der Richtung nach dem männlichen Typus, nach der Bildung von Mikrogameten gegeben. Die Reduktion des Protoplasma ist aber bekanntlich nicht das einzige Moment, welches der Entwickelung der männlichen Fortpflanzungszelle eigentümlich ist; ein weiteres Merkmal ist im Verlauf der Reifeteilungen gegeben. Bei den zwei aufeinander folgenden Reifeteilungen entstehen im weiblichen Geschlecht drei rudimentäre Zellen, die Richtungskörper, und eine lebenskräftige Zelle, das Ei, im männlichen Geschlecht dagegen vier Spermatozoen. Ich war daher nicht wenig überrascht, innerhalb einiger Primärcysten anstatt einer einzigen befruchtete Cyste vier sehr kleine Cysten oder auch zwei kleinere und eine doppelt so große eingeschlossen zu finden. Der gewöhnliche Verlauf der Encystierung war hier somit abgeändert; nach meinen vor längerer Zeit veröffentlichten Untersuchungen sollte derselbe folgender sein. Eine Primärcyste teilt sich in zwei Sekundärcysten, von denen eine jede zwei Richtungskörper abschnürt. Die in dieser Weise ganz nach Art eines Eies gereiften Sekundärcysten verschmelzen dann miteinander. Leider habe ich in dem von mir konservierten Material bisher keine geeigneten Stadien finden können, um festzustellen, wie der abweichende Zustand sich entwickelt hat. Doch kann man mit Sicherheit aus dem fertigen Befund erschließen, dass nicht nur die Verschmelzung der Sekundärcysten unterblieben ist, sondern dass auch die Reifung derselben vom normalen, an die Ovogenese erinnernden Verlauf abgewichen ist. Mindestens eine Richtungskörperteilung muss durch einen Teilungsakt ersetzt worden sein, welcher an die Spermatogenese erinnert, insofern zwei gleichwertige mit Kern und Plasma gleichmäßig ausgestattete Stücke sich bildeten.

Alle Abänderungen vom normalen Verlauf würden in letzter Instanz auf den großen Kernreichtum der zur Encystierungskultur verwandten Actinosphaerien zurückzuführen sein. Bei der Encystierung werden, wie ich früher nachgewiesen habe, etwa 90 % der Kerne aufgelöst; die übrig bleibenden 10 % bestimmen die Zahl der Primärcysten. Ist nun die Zahl der Kerne beim Beginn der Encystierung übermäßig vermehrt, ohne dass die kernauflösende Kraft des Protoplasma eine Steigerung erfahren hat, so wird die Folge sein, dass mehr Kerne übrig bleiben, als es normalerweise im Verhältnis zum Protoplasma der Fall sein sollte. Da die Kerne die Zahl der Primärcysten bestimmen, müssen diese kleiner und protoplasmaärmer ausfallen. Soweit sind die Verhältnisse leicht ver-

ständlich. Wunderbar ist bei dieser Sachlage, dass in den abnormen Fällen protoplasmaarme Sekundärcysten sich in gleichwertige Stücke teilen, während normalerweise protoplasmareiche Cysten Richtungskörper bilden. Man hätte eher das Umgekehrte erwarten sollen: bei reichlichem Protoplasma Teilung in gleichwertige Stücke, dagegen Richtungskörperbildung bei protoplasmaarmen Cysten. Dieselbe Schwierigkeit begegnet uns bei den Reifeteilungen der Eier und der Spermatozoen; sie kann nur durch ein genaues Studium der Bedingungen, welche die Zellteilung hervorrufen und ihren Verlauf modifizieren, gewonnen werden.

Wir sind durch diese Erfahrungen an Protozoen unmittelbar auf das Problem der sexuellen Differenzierung der vielzelligen Pflanzen und Tiere übergeführt worden. In beiden Reichen sind die Sexualzellen das interessanteste Beispiel einer Umregulierung der gewöhnlichen Kernplasmarelation; und zwar sind bei ihnen die beiden Extreme dieser Umregulierung erreicht: beim Spermatozoon eine enorme Abnahme, beim reifen Ei eine enorme Zunahme des Protoplasma im Verhältnis zum Kern, wie das die gewaltigen Größenunterschiede von Ei und Spermatozoen bei gleicher Kernmasse veranschaulichen.

Wir haben alle Ursache, in dieser verschiedenen Regulierung der Kernplasma-Relation einen kardinalen Charakter der Sexualität zu erblicken; ich bin sogar zur Auffassung gekommen, dass es der Ausschlag gebende Charakter ist. Denn die alte mystische Auffassung, dass in der Ausbildung der Geschlechter ein tieferer Gegensatz ähnlich dem Unterschied von positiver und negativer Elektrizität gegeben sei, können wir wohl als endgiltig beseitigt betrachten. Eine zweite, jetzt wohl zu allgemeiner Geltung gelangte Auffassung der Sexualität, die Auffassung, dass dieselbe auf einer Arbeitsteilung der Zellen beruht, steht mit der Ansicht, dass die Differenzierung der Geschlechter durch eine verschiedene Regulierung von Zell- und Kerngröße bedingt werde, nicht im Widerspruch. Die beiden Erklärungen gehen von verschiedenen Gesichtspunkten aus und spiegeln die beiden Erklärungsweisen wieder, die überall bei der Betrachtung der Organismen uns entgegentreten. Die eine Erklärungsweise forscht nach den Bedingungen, welche die Lebensvorgänge und die sie vermittelnden Strukturen ins Leben rufen, die andere nach dem, was durch sie an Zweckmäßigkeit geleistet wird. Wenn wir einmal tiefer in das Wesen der Naturerscheinungen eingedrungen sein werden, wird es uns hoffentlich gelingen, für beide Erklärungsweisen einen inneren Zusammenhang zu erkennen.

Dass das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma bei den Sexualzellen von den entsprechenden Zuständen anderer Zellen ganz außerordentlich abweicht und zwar in den beiden

Geschlechtern nach entgegengesetzter Richtung, ist eine so elementare Erscheinung, dass sie allgemein bekannt und anerkannt ist. Neu an meinen Auseinandersetzungen ist nur die Art und Weise, wie ich hier versuche, die Erscheinung in den Kreis unserer Erfahrungen einzureihen und als einen besonderen Fall von Zellregulation hinzustellen, als einen Fall, der dann ebenso wie analoge Fälle erklärt werden muss. Diese Betrachtungsweise führt mit Notwendigkeit zu der Konsequenz, dass dieselben Einwirkungen, von denen es durch Beobachtungen mehr oder minder sicher gestellt oder durch allgemeine Erwägungen wahrscheinlich gemacht worden ist, dass sie das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma verändern, auch den sexuellen Dimorphismus hervorgerufen haben müssen.

Wir sind mit diesen Erwägungen auf ein sehr dunkles Gebiet geführt worden, dessen Erforschung in den letzten 50 Jahren viel versucht worden ist, ohne dass dabei sichere Resultate erzielt worden wären. Ich meine die Frage nach den Ursachen der Sexualität. Man hat das Problem gewöhnlich einseitig gefasst und die Frage gestellt, was verursacht die Entstehung des männlichen Geschlechts. Und mit Recht! Denn wenn auch die reife Eizelle von einer ungeschlechtlichen Fortpflanzungszelle abweicht, so sind diese Abweichungen nicht so bedeutsam wie bei der männlichen Geschlechtszelle. Nicht nur morphologisch gleicht das Ei der ungeschlechtlichen Spore in höherem Maß, sondern auch physiologisch, da sie die der männlichen Zelle verloren gegangene Fähigkeit zur Entwickelung eines Organismus besitzt.

In der That entsprechen auch unsere Erfahrungen über das Auftreten der Sexualität in der Tier- und Pflanzenreihe der Vorstellung, dass die weiblichen Fortpflanzungskörper niedere Zustände fortführen, die männlichen dagegen eine Weiterentwicklung bekunden, womit nicht in Abrede gestellt sein soll, dass auch die weiblichen Zellen ihre Besonderheiten zur Ausbildung gebracht haben.

Ueber die Einflüsse, welche das männliche Geschlecht bestimmen, sind sehr verschiedenartige, scheinbar einander widersprechende Auffassungen geltend gemacht worden; sie haben in dem schon hervorgehobenen Werk Jickeli's eine ausgezeichnete kritische Zusammenstellung erfahren. Mit Rücksicht hierauf und entsprechend dem Charakter dieses Aufsatzes kann ich mich hier kurz fassen und für das Genauere auf die erwähnte Zusammenstellung verweisen.

(Schluss folgt.)

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen[1]).

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

I. Vorbemerkung.

Die Symphilie (σὺν-φιλία), unter welchem Namen ich die Myrmecoxenie und Termitoxenie Emery's zusammenfasste, bezeichnet das echte Gastverhältnis, das zwischen einer bestimmten biologischen Klasse von gesetzmäßigen Gesellschaftern der Ameisen bezw. der Termiten und ihren Wirten obwaltet. Während die übrigen drei biologischen Klassen, die Synoekie, die Synechthrie und der Parasitismus, auch in den Wechselbeziehungen anderer Tiere mannigfaltige Analogien finden, ist die Symphilie eine Symbiose, die, wenigstens in ihrer vollkommenen Form, bisher nur bei Gesellschaftern der Ameisen und Termiten, nicht aber bei Symbionten anderer geselliger Insekten oder überhaupt anderer Tiere beobachtet ist. Der Symphilieinstinkt der Ameisen und Termiten zeigt jedoch eine psychologische Verwandtschaft mit den Adoptionsinstinkten höherer Tiere, z. B. mit der Pflege der Kuckucksbrut durch andere Vögel[2]). Bezüglich des Verhältnisses der Symphilie zum Parasitismus verweise ich auf die an anderer Stelle bereits gegebene Darlegung[3]). Auf die biologische Einteilung der Myrmekophilie und Termitophilie und auf die Abgrenzung dieser Begriffe kann ich hier ebenfalls nicht näher eingehen[4]).

Die Zahl der symphilen Arthropoden beträgt bereits mehrere hundert Arten, von denen die meisten, wenigstens 85—90 %, zur Ordnung der Coleopteren gehören[5]).

Biologisch charakterisiert sich die Symphilie dadurch, dass diese „echten Gäste" eine wirklich gastliche Pflege von seiten

---

1) Nach einem Vortrage, gehalten am 29. September 1900 auf dem V. intern. Kongress Kathol. Gelehrt. zu München. Eine kurze Inhaltsangabe desselben ist auf S. 421—422 der Akten des Kongresses (München 1901) gegeben. Der Vortrag sollte schon im Jahrg. 1901 des Biolog. Centralblattes erscheinen. Da ich jedoch die anatomisch-histologischen Resultate meiner Untersuchungen an einem reicheren Material von Schnittserien nachprüfen wollte, fand ich erst jetzt Zeit zu dieser Arbeit. Auch in vorliegender Form betrachte ich dieselbe erst als eine vorläufige Mitteilung über die Anatomie und Histologie des echten Gastverhältnisses.

2) Wasmann, Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. 2. Aufl., 1900, S. 123 ff.

3) Biol. Centralbl., 1901, n° 23, S. 740 ff.

4) Vergl. meine „Uebersicht über die Erscheinungen der Myrmekophilie und Termitophilie bei den Arthropoden" (Allgem. Zeitschr. f. Entomol., 1902, Nr. 21, S. 441 ff.).

5) Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden, 1894.

ihrer Wirte erhalten; sie werden von ihnen beleckt, gefüttert, umhergetragen, bei Gefahren oft in Sicherheit gebracht; in manchen Fällen werden überdies die Larven der Gäste von ihren Wirten gleich der eigenen Brut erzogen und genießen sogar eine sorgfältigere Pflege als letztere. Bei einigen der echten Gäste finden sich alle diese Elemente der Symphilie, Beleckung, Fütterung, Transport, Larvenerziehung, vereinigt vor (*Lomechusa*-Gruppe); bei anderen nur Beleckung, Fütterung, Transport (Clavigeriden), bei anderen nur Beleckung und Transport (viele Paussiden, *Hetaeriini*), bei anderen ist sogar die Fütterung häufiger als die Beleckung, und der Transport ist durch die Körpergestalt des Gastes fast ausgeschlossen (*Amphotis marginata*). Im allgemeinen kann man jedoch sagen, dass wenigstens Beleckung und Transport fast immer zusammen vorkommen. Wesentlich dürfte für die Symphilie sein, dass die betreffenden Gäste ihren Wirten ein die Geschmacksnerven derselben angenehm reizendes, flüchtiges Exsudat zu bieten vermögen, auf Grund dessen sie einen niederen oder höheren Grad der gastlichen Pflege von seiten ihrer Wirte genießen.

Als Kriterium der Symphilie, als äußere morphologische Kennzeichen der echten Gäste unter den myrmekophilen und termitophilen Arthropoden, habe ich bereits früher in einem auf dem III. internationalen Zoologenkongresse zu Leiden (September 1895) gehaltenen Vortrage[1]) auf gewisse Anpassungscharaktere aufmerksam gemacht, welche mit dem echten Gastverhältnisse zusammenhängen. Es sind dies:

a) Bestimmte Exsudatorgane: teils Exsudattrichome, teils Gruben oder Poren des Hautskeletts, meist in Verbindung mit Exsudattrichomen.

Die Exsudattrichome nehmen in ihrer typischen Entwickelung die Form gelber Haarbüschel oder rotgelber Haarpinsel an, die meist eigentümlich gekrümmt oder gekräuselt sind. Ihre Stellung ist bei den verschiedenen Gattungen und Arten der Symphilen außerordentlich mannigfaltig. Sie können an jeder beliebigen, der Beleckung durch die Wirte zugänglichen Körperstelle des Gastes stehen, zum Beispiel:

An den Seiten der Basis des von den Flügeldecken unbedeckten Hinterleibes (*Lomechusa*-Gruppe unter den Staphyliniden, viele Clavigeriden); an der Hinterleibsspitze (*Lomechusa*-Gruppe), bezw. am Pygidium (viele *Paussus*); an der Flügeldeckenspitze (viele

---

1) Die Myrmekophilen und Termitophilen, Leiden 1896 (Compt. Rend. III. Congr. intern. Zool., p. 410—440. Vergl. auch: Zur Morphologie und Biologie der *Lomechusa*-Gruppe (Zool. Anz. 1897, nº 546, p. 463—471); Die Gäste der Ameisen und Termiten (Illustr. Zeitschr. f. Entomol., 1898, Heft 10—16).

Clavigeriden, *Chaetopisthes* unter den termitophilen Scarabaeiden; an den Flügeldeckenseiten (viele *Paussus*); an den Hinterecken oder am Hinterrande des Prothorax (*Pleuropterus* und manche *Paussus* unter den Paussiden, *Lomechon* unter den Silphiden, *Corythoderus* und *Chaetopisthes* unter den termitophilen Scarabaeiden, *Tylois* unter den Histeriden, viele *Thorictus* unter den Thorictiden); auf den Vorderecken des Prothorax (*Napochus termitophilus*); auf den hochaufgebogenen Seiten des Prothorax (*Teratosoma* unter den Histeriden, *Gnostus* unter den Gnostiden); in einer mittleren Querfurche des Prothorax (viele *Paussus*), auf der Halsgegend zwischen Kopf und Prothorax (die myrmekophilen *Napochus* unter den Scydmaeniden, *Tetramopria* unter den Proctotrupiden [*Hymenoptera*]), auf einem durchbohrten Scheitelhorn des Kopfes (manche *Paussus*), am Vorderkopfe (*Pogonoxenus* unter den Tenebrioniden), auf der Fühlerkeule (viele *Paussus*), ja sogar an den Hüften und den Schenkelspitzen (*Lomechusa*). Diese Universalität der topographischen Verteilung der Exsudattrichome giebt uns, wie wir weiter unten sehen werden, auch einen wichtigen Fingerzeig für ihre physiologische Bedeutung.

Beispiele für Exsudatgruben oder Exsudatporen: Die Abdominalgrube der Clavigeriden, die Prothoraxgruben und Fühlergruben vieler Paussiden, die Stirnpore vieler *Paussus*, oft in Form eines offenen, mit gelbem Haarpinsel gekrönten Stirnhornes, die Gruben des Prothorax oder der Flügeldeckenbasis bei *Corythoderus* und *Chaetopisthes*, etc.

Bemerkenswert ist ferner, dass fast alle Coleopteren, welche im Besitze der oben erwähnten Exsudattrichome oder Exsudatgruben sind, eine eigentümlich fettglänzende, rotgelbe bis dunkelrotbraune Körperfärbung zeigen, welche ich daher als „Symphilenfärbung“ bezeichnete.

b) Eine bestimmte Umbildung der Mundteile, speziell der Unterlippe, welche mit der Fütterung der Gäste durch ihre Wirte zusammenhängt. Bei den symphilen Aleocharinen (*Lomechusa*-Gruppe, *Ecitogaster* und *Sympolemon* unter den Dorylinengästen, ferner fast alle physogastren termitophilen Aleocharinengattungen) besteht diese Umbildung in der Verbreiterung und Verkürzung der Zunge, in der Verschmelzung der Nebenzungen mit der Zunge und in der Reduktion der Lippentaster. Bei den Clavigeriden zeigt sich eine hochgradige Verkümmerung der Taster im Vergleich zu den stark entwickelten Tastern der stammverwandten Pselaphiden (Tasterkäfer). Mit der oben erwähnten Umbildung der Zunge bei den symphilen Aleocharinen schwindet überdies die bei den selbständig sich ernährenden Verwandten vorhandene feine Innervation der Zunge, welche sich in einen breiten, kurzen Hautlöffel verwandelt. Alle diese Veränderungen

erklären sich daraus, dass die unteren Mundteile nicht mehr[1]) zur selbständigen Nahrungsprüfung und selbständigen Nahrungsaufnahme verwandt werden, an deren Stelle die Fütterung der Gäste aus dem Munde ihrer Wirte getreten ist.

Um die Wirte zur Fütterung aufzufordern, verwenden die symphilen Ameisengäste ihre Fühler, indem sie durch Fühlerschläge die Kopfseiten der Ameisen streicheln; in seltenen Fällen (*Atemeles*) werden hierzu überdies auch noch die erhobenen Vorderfüße verwandt. Bei vielen symphilen Coleopteren sind die Fühler zu Organen des Verkehrs mit ihren Wirten eigenartig modifiziert. Bei den physogastren termitophilen Aleocharinen vermitteln statt der Fühler die mächtig entwickelten Kiefertaster die Aufforderung zur Fütterung[2]).

c) Speziell bei Termitengästen steht mit der Symphilie häufig eine hochgradige Physogastrie in Verbindung, welche auf einer Hypertrophie des Fettkörpers oder überdies der Sexualdrüsen beruht. Sie ist eine Folge der termitophilen Ernährungsweise. Bei den symphilen physogastren Aleocharinen hängt sie mit der Fütterung der Gäste aus dem Munde ihrer Wirte zusammen und dürfte auf ähnliche Weise wie die Physogastrie der Termitenweibchen durch Fütterung mit bestimmten Speicheldrüsensekreten der Ammen (Grassi) zu erklären sein. Bei den termitophilen Laufkäferlarven der Gattung *Orthogonius* ist die Physogastrie neben ihrer Fütterung durch die Wirte wohl auch daraus zu erklären, dass sie die Brut ihrer Wirte und diese selber (wie ich an Schnittserien von *Orthogonius*-Larven ersehe) massenhaft verzehren. Bei der merkwürdigen Dipterengattung *Termitoxenia*[3]) beruht die Physogastrie ursächlich darauf, dass diese Tiere mit ihrem Rüssel die Termiteneier und die junge Termitenbrut aussaugen, die noch mit Speicheldrüsensekreten der Ammen gefüttert wird.

Schon oben wurde bemerkt, dass das Wesen der Symphilie von seite der Gäste auf dem Besitze gewisser Exsudatorgane beruht, welche ein die Geschmacksnerven der Ameisen angenehm reizendes Sekret absondern. Zur Unterscheidung des Exsudates der symphilen Coleopteren von den Ausscheidungen der Aphiden und Cocciden, welche von den Ameisen besucht und teilweise auch in ihren Nestern als Haustiere gehalten werden, dürfte folgendes

---

1) oder nur noch nebensächlich, indem viele Gäste nebenbei auch noch als Raubtiere von der Brut ihrer Wirte leben.

2) Vergl. die Myrmekophilen und Termitophilen, p. 422, Fig. 1.

3) *Termitoxenia*, ein neues, flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. I. Teil (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, LXVII, 4, 1900, p. 599—617). II. Teil (Ibidem, LXX, 2, 1901, p. 289—298); Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* (Verh. d. V. internat. Zoologenkongr., 1902, p. 852—872).

zu berücksichtigen sein. Die Sekrete der Aphiden sind nichts anderes als ihre zuckerhaltigen Exkremente, welche in Form eines Tropfens aus der Analöffnung abgegeben und dann von den Ameisen aufgeleckt werden; dieselben dienen den Ameisen als eine wichtige Nahrungsquelle für sich und ihre Kolonie. Dagegen sieht man, wenn man die Beleckung einer *Lomechusa* durch *Formica sanguinea* unter einer starken Lupe beobachtet, niemals einen Flüssigkeitstropfen an den gelben Haarbüscheln, und an letzteren lässt sich keine Spur eines zuckerhaltigen Stoffes nachweisen. Deshalb habe ich schon früher die Vermutung ausgesprochen, dass das Sekret von *Lomechusa* und anderen Symphilen ein flüchtiges Exsudat von ätherischer Natur, vielleicht ein Fettäther sei, dessen Beleckung den Ameisen gewissermaßen einen narkotischen Reiz biete. Auch der Umstand, dass die echten Gäste oft nur in geringer Zahl in einer Ameisenkolonie sich finden, deutet an, dass sie ihren Wirten keine Nahrungsquelle, sondern nur eine angenehme Reizquelle bieten[1]). Es dürfte nun von Interesse sein, die Natur des Sekretes der Symphilen vom anatomischen Standpunkt aus näher zu erforschen.

II. Anatomisch-histologische Resultate.

Wir müssen also die Frage zu beantworten suchen: welches sind die Exsudatgewebe, die unter den gelben Haarbüscheln und den anderen analogen Sekretionsorganen der Symphilen sich finden?

Um hierüber Klarheit zu erhalten, habe ich Schnittserien durch eine Reihe der hauptsächlichsten echten Ameisen- und Termitengäste gemacht[2]). Das bisherige Resultat dieser Untersuchung, die von einem endgültigen Abschluss noch weit entfernt ist, soll hier bloß kurz mitgeteilt werden.

1. Unterhalb der Hypodermis jener Körperstellen, welche spezielle äußere Exsudatorgane (gelbe Haarbüschel, Exsudatgruben etc.) tragen, finden sich stets auffallend mächtige Schichten von Fettgewebe. Das subhypodermale Fettgewebe ist überhaupt bei sämtlichen Symphilen, die ich bisher an Schnittserien untersuchte, ungewöhnlich stark entwickelt, am stärksten jedoch unterhalb der

1) Daher habe ich das Verhältnis der Aphiden, Cocciden, Membraciden, Lycaenidenraupen etc. zu ihren Wirten neuerdings als Trophobiose bezeichnet im Gegensatz zur Symphilie (vergl. Allgem. Zeitschr. f. Entom., 1902, Nr. 21).

2) Zum Einbetten wurde eine harte Paraffinsorte gewählt, nachdem die Objekte 1—3 Tage in flüssigem Paraffin bei 50—60 C. gewesen waren. Die Schnitte wurden angefertigt mit dem Mikrotom System Hatschek das sich für chitinöse Objekte sehr gut bewährte. Färbung meist auf dem Objektträger mit Haematoxylin (Delafield)-Eosin, oder mit Haematoxylin-Congorot oder Haemalaun(Mayer)-Orange-Eosin. Auch Vorfärbung mit Osmiumsäure wurde angewandt.

Exsudatorgane, an denen die Gäste von ihren Wirten hauptsächlich beleckt werden.

2. Außerdem lassen sich in gewissen Fällen (bei Gästen mit geschlossenem Chitinpanzer) überdies zwischen dem Fettgewebe und der Hypodermis Systeme einzelliger Hautdrüsen nachweisen, welche in Verbindung mit den äußeren Exsudatorganen stehen; manchmal kann dieses Drüsengewebe sogar über das Fettgewebe bedeutend überwiegen (*Paussus*).

3. Bei jenen physogastren Termitophilen, welche keine spezialisierten äußeren Exsudatorgane auf der membranösen Kutikula des Hinterleibes besitzen, sind die der Hypodermis zunächst liegenden Fettzellschichten meist von sehr ausgedehnten Blutmassen umgeben, in welche das Fettgewebe gleichsam übergeht.

Hieraus ergiebt sich folgender Schluss:

Das Exsudat der Symphilen, welches den physiologischen Grund für ihre Beleckung durch die Wirte und daher auch für ihre gastliche Behandlung bildet, ist teils ein direktes (I), teils ein indirektes (II u. III) Fettprodukt.

Ein direktes Fettprodukt ist es in jenen Fällen, wo das Fettgewebe allein dominiert in der Region der äußeren Exsudatorgane (resp. unter der membranösen Kutikula, wo spezielle Exsudatorgane fehlen). Ein indirektes Fettprodukt ist es in jenen Fällen, wo zwischen das Fettgewebe und die Exsudatorgane ein massig entwickeltes Blutgewebe oder ein Drüsengewebe sich einschiebt.

Dass zwischen dem Fettgewebe der Insekten und dem Blutgewebe im engeren Sinne eine sehr nahe Beziehung besteht, indem das Fettgewebe das hauptsächlichste Blutbildungsgewebe darstellt, ist schon bekannt (Wielowiejski, Schäffer, Koschewnikow u. s. w.) und wird namentlich durch meine Untersuchungen an den physogastren Termitophilen neu bestätigt. Bei letzteren scheint das Exsudat einfach ein flüchtiges Element der Blutflüssigkeit zu sein, das durch die membranöse Kutikula verdunstet.

Einen ähnlichen Zusammenhang müssen wir aber auch zwischen dem Fettgewebe und einer bestimmten Form von Drüsengewebe annehmen, welche bei manchen Myrmekophilen und Termitophilen (vergl. die 5. Klasse der Einteilung auf S. 71) als hauptsächliches Exsudatgewebe fungiert und funktionell gleichsam ein modifiziertes, von Drüsenbläschen und deren Kanälen durchzogenes Fettgewebe (adipoides Drüsengewebe) darstellt. Ob auch ein genetischer Zusammenhang desselben mit dem Fettgewebe besteht, wage ich nicht zu entscheiden. Da das Fettgewebe der Insekten teilweise ektodermalen Ursprungs sein kann, und da dasselbe seiner

Natur nach ein sekretorisches Gewebe ist, halte ich einen gemeinsamen Ursprung desselben mit jenem Hautdrüsengewebe wenigstens nicht für ausgeschlossen. Manchmal habe ich auch Uebergänge zwischen beiden bemerkt. Näheres bei *Claviger*, *Paussus* und *Chaetopisthes* im speziellen Teile.

Unter den äußeren Exsudatorganen der Symphilen können wir folgende Modifikationen unterscheiden:

a) Umfangreiche Exsudatgruben ohne makroskopisch sichtbare Oeffnungen, aber mit Porenkanälen der chitinisierten Kutikula versehen und von Exsudattrichomen umgeben (Abdominalgrube von *Claviger*, Thoraxgrube und Fühlerbecher von *Paussus*).

b) Makroskopisch sichtbare Exsudatporen, oft ebenfalls mit Trichomen in Verbindung (Stirnpore, durchbohrtes Stirnhorn von Paussiden).

c) Mikroskopische Porenkanäle der verhornten Kutikula, welche unter den Exsudattrichomen oder in deren Nachbarschaft münden und manchmal zu einem Cribellum sich vereinigen (bei echten Ameisengästen unter den Coleopteren weit verbreitet; auch bei *Chaetopisthes* unter den Termitengästen).

d) Ausgedehnte membranöse Kutikulabezirke, durch welche die Verdunstung des Exsudates ohne eigentliche Ausführungsgänge erfolgt (bei den physogastren Termitophilen, bei den Larven der *Lomechusini*).

e) Membranöse, einen Ausführungsgang umschließende Hautzipfel, zwischen den chitinisierten, die Exsudatborsten tragenden Kutikulazipfeln gelegen (bei den *Lomechusini* zwischen den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsseiten). Einen Uebergang zwischen d und e bilden manche physogastre termitophile Aleocharinen, z. B. *Xenogaster*, bei denen die Hinterleibskutikula breite membranöse Bänder, die als „Exsudatknospen" vorspringen, zwischen den Chitinplatten besitzt.

f) Exsudattrichome, welche meist die Form von dichten, gelben Haarbüscheln oder Haarpinseln oder Borstenreihen annehmen (vergl. die oben S. 64 gegebene Uebersicht über dieselben).

Bezüglich der Funktion der Exsudattrichome ist folgendes zu bemerken:

a) Gemeinschaftlich ist allen Exsudattrichomen die Funktion von Verdunstungsorganen, indem sie durch die Vergrößerung der Verdunstungsoberfläche die raschere Verdunstung des Exsudates ermöglichen.

b) Die langen Borsten der gelben Haarbüschel oder Haarpinsel von *Lomechusa, Atemeles, Claviger, Paussus, Chaetopisthes* etc., sowie die mehr isolierten gelben Borsten von *Hetaerius, Termitoxenia, Xenogaster* und *Orthogonius*-Larven erweisen sich nach meinen bis-

herigen Untersuchungen als Sinneshaare, die als Reizborsten fungieren, indem sie bei Beleckung der Trichome durch die Wirte gezerrt werden und dadurch einen Reiz auf die inneren Exsudatorgane ausüben und die Absonderung des Exsudates vermehren und beschleunigen. — Sekundär dienen die stark entwickelten gelben Haarbüschel auch als Transportorgane, an denen die Wirte ihre Gäste aufheben oder fortziehen, sowie als Schutzorgane, indem sie die Verletzung der betreffenden Körperteile durch die Kiefer der Wirte verhüten. — Dagegen konnte ich mich bisher noch in keinem einzigen Falle davon überzeugen, dass die Borsten der äußeren Exsudatorgane eigentliche Drüsenhaare seien, d. h. hohle, an der Spitze durchbohrte Trichome, deren Lumen die Fortsetzung des Ausfuhrganges einer Drüsenzelle darstellt.

c) Als spezielle Verdunstungshaare scheinen noch mikroskopisch kleine Wimperhaare zu fungieren, die an membranösen Exsudatorganen (auf der Kutikula der *Orthogonius*-Larven, auf den membranösen Hautzipfeln zwischen den gelben Haarbüscheln von *Lomechusa* und *Atemeles*) sehr zahlreich sich finden. Verwandt mit diesen Trichomen, aber nicht als spezielle Verdunstungshaare anzusehen, sind die gleichfalls mikroskopisch kleinen, aber stärker chitinisierten und oft hakenförmig gekrümmten Schutzhärchen, die z. B. auf dem Hinterleibe von *Termitoxenia* in grosser Zahl sich finden. Die erwähnten wimperartigen Verdunstungstrichome sind vielleicht nur eine Modifikation der letzteren Haarform.

Wir können die Symphilen (echten Gäste) der Ameisen und Termiten je nach der Beschaffenheit ihrer Kutikula, sowie nach der Entwickelung ihrer äusseren Exsudatorgane, welche teils von der Beschaffenheit der Kutikula, teils von dem Grade des Gastverhältnisses abhängig ist, sowie endlich nach der Beschaffenheit der inneren Exsudatgewebe, welche abermals zum Teil von der Beschaffenheit der Kutikula, zum Teil von dem verschiedenen Charakter der Symphilie bei Ameisen- und Termitengästen, zum Teil endlich von dem Grade des Gastverhältnisses abhängig ist, in folgende Klassen provisorisch einteilen:

1. Die Kutikula des ganzen Körpers (mit Ausnahme des Kopfes) ist membranös, weißlich. Aeußere Exsudatorgane fehlen. Das Exsudatgewebe ist ausschließlich das eigentliche Fettgewebe: Myrmekophile Larven der *Lomechusini* (*Lomechusa*, *Atemeles*, *Xenodusa*).

2. Die Kutikula des Körpers ist membranös, weißlich, vorwiegend jene des Hinterleibes, oder ausschließlich jene des Hinterleibes ist membranös oder auch letztere ist nur teilweise membranös. Hochgradige Physogastrie vorhanden. Aeußere Exsudatorgane

niemals in Form dichter, gelber Haarbüschel vertreten, höchstens Reihen gelber Borsten, dafür aber oft ganz außergewöhnliche andere Formen annehmend (gegliederte Hinterleibsanhänge von *Spirachtha*, Hinterasträhre des Mesothorax von *Termitoxenia*). Als Exsudatgewebe fungiert das Blutgewebe im engeren Sinne. Hierher gehören die physogastren Termitophilen: Larven von *Orthogonius* und *Glyptus* unter den Carabiden[1]), ferner *Xenogaster* und die übrigen physogastren Aleocharinen unter den termitophilen Staphyliniden, *Termitoxenia* und *Termitomastus* unter den termitophilen Dipteren.

3. Die Kutikula des Körpers ist chitinös, die Hinterleibsringe sind jedoch ganz frei beweglich, aufrollbar, durch membranöse Bänder miteinander verbunden[2]). Färbung heller oder dunkler rotbraun, fettglänzend. Aeußere Exsudatorgane in Form großer, gelber Haarbüschel an den Hinterleibsseiten mächtig entwickelt, sekundär auch in geringerem Grade an anderen Körperteilen. Zwischen den gelben Haarbüscheln des Hinterleibes membränöse Zipfel als hauptsächliche Ausfuhrgänge des Exsudates, sekundär auch Porenkanäle der Kutikula; Exsudatgewebe hauptsächlich das mächtig entwickelte eigentliche Fettgewebe, sekundär auch Bündel einzelliger Drüsen, die jedoch vom Fettgewebe scharf verschieden sind. Hierhör gehören die *Lomechusini* als die höchsten Vertreter der Symphilie unter den arktischen myrmekophilen Staphyliniden.

4. Die Kutikula des Körpers bildet einen geschlossenen Chitinpanzer. Gastverhältnis minder hoch entwickelt, daher die äußeren Exsudatorgane nur schwach ausgebildet. Färbung heller oder dunkler rotbraun, fettglänzend. Als Exsudatgewebe fungiert noch das eigentliche Fettgewebe, sekundär vielleicht auch Drüsenbündel, die jedoch vom Fettgewebe scharf verschieden sind. Als Ausfuhrgänge dienen Porenkanäle des Hautpanzers. Hierher gehört nach meinen Untersuchungen *Hetaerius ferrugineus* (*Histeridae*), ferner wahrscheinlich noch manche andere echte Ameisen- und Termitengäste mit geschlossenem Chitinpanzer, die auf einer niedrigen Stufe der Symphilie stehen.

5. Die Kutikula des Körpers bildet einen geschlossenen Chitinpanzer, aber das Gastverhältnis ist hochgradiger entwickelt. Färbung heller oder dunkler rotbraun, fettglänzend. Aeußere Exsudat-

---

1) Ueber die Imagoform dieser Carabiden vergl. im speziellen Teile unter *Orthogonius Schaumi*.

2) Einen Uebergang zwischen der Kutikulabildung von Klasse 3 u. 2 finden wir bei den physogastren termitophilen Aleocharinen, indem hier die membranösen Segmentbänder des Hinterleibes immer mehr sich ausdehnen und der Hinterleib sogar schließlich in aufgerollter Stellung der Segmente festgewachsen ist (*Corotoca* und *Spirachtha*).

organe stark ausgebildet in Form von gelben Haarbüscheln, außerdem von Exsudatgruben oder Exsudatporen. Ausfuhrgänge des Exsudates meist durch Kanäle des Hautpanzers. Als hauptsächliches Exsudatgewebe fungiert ein eigentümliches, dem Fettgewebe oft sehr ähnliches, aber mit Sammelkanälchen durchsetztes Drüsengewebe (adiopoides Drüsengewebe). Hierher gehören nach meinen Untersuchungen *Claviger testaceus* und *Paussus cucullatus* unter den Myrmekophilen (wahrscheinlich auch die übrigen Clavigeriden und jene Paussiden, die auf einer hohen Stufe der Symphilie stehen). Unter den Termitophilen gehört hierher *Chaetopisthes Heimi* (wahrscheinlich auch die übrigen *Chaetopisthes* und *Corythoderus* unter den termitophilen *Aphodiini*). Vermutlich werden auch manche exotische myrmekophile und termitophile Histeriden, welche hochentwickelte äußere Exsudatorgane besitzen (z. B. *Teratosoma* und *Chlamydopsis*) hierher zu stellen sein.

Diese 5. Klasse scheint mir eine Weiterentwickelung der 4. Klasse darzustellen, indem durch die gesteigerten Anforderungen der höher entwickelten Symphilie das Fettgewebe teilweise durch Drüsengewebe ersetzt ist, dessen Sammelkanälchen die Ausscheidung des Exsudates durch die Oeffnungen des Chitinpanzers besorgen.

(Fortsetzung folgt.)

Notiz über die Entwickelung der Appendicularien.

Von Dr. Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Es liegen in der Litteratur bisher nur zwei Angaben über die Entwickelung der Appendicularien vor. Kowalevsky schreibt in seiner berühmten Abhandlung über *Amphioxus*[1]) in einer Anmerkung: „Eine ähnliche Drüse (es handelt sich um eine Drüsenzellgruppe am Vorderende der *Amphioxus*-Larve) habe ich bei den Embryonen der Appendicularien gefunden. Ich hatte Gelegenheit, die Entwickelung der *Appendicularia acroccrea* vom Ei ab zu verfolgen. Die Entwickelung stimmt mit der der einfachen Ascidien überein." Die andere Mitteilung stammt von Fol[2]): „Le développement, que j'ai pu suivre jusqu'à la formation de la larve ne me parut différer en rien de celui des Ascidies; et comme d'autre part la petitesse de ces oeufs et la difficulté, qu'on a de les obtenir les rendent peu favorable à l'étude, je n'ai pas jugé à propos d'approfondir davantage ce sujet." An anderer Stelle teilt er dann noch mit, dass die Spiracula aus Entodermeinstülpungen, die den Darm erreichen, entstehen. Die Spärlichkeit dieser Angaben ohne Ab-

---

1) Kowalevsky, A. Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Mem. Acad Imper. St. Petersburg, T. 11, 1867,

2) Fol, H. Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. de Phys. et Hist. nat. Génève, T. 21, 1872.

bildungen möge es rechtfertigen, wenn ich das Wenige, was ich beobachten konnte, hier mitteile. Im wesentlichen stellt es allerdings auch nur eine Bestätigung der negativen Seite jener Angaben dar.

Während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Rovigno (Istrien) gelang es mir, in der zweiten Hälfte des März dieses Jahres die winzig kleinen Larven im Auftrieb zu finden. Sie gehörten mit ziemlicher Sicherheit zu *Oikopleura dioica* Fol, die um diese Zeit zahlreich auftrat und allein reife Geschlechtsorgane aufwies. Versuche, eine künstliche Befruchtung vorzunehmen, misslangen mir ebenso wie anderen, die das versucht haben. Bald fand ich dann auch ältere Larven, die schon deutlich den Bau der Appendicularie zeigten und auch junge Furchungsstadien, die durch den Vergleich mit frisch abgelegten Eiern an einer schwach gelblichen Opalescenz erkannt werden konnten. Der Beweis für ihre Zugehörigkeit zu den Larven konnte erbracht werden, indem sie sich im hängenden Tropfen bis zu einem Stadium entwickelten, in dem der Schwanz mit der deutlichen Chorda sich abgliedert. Leider dauerte dieses Auftreten nur wenige Tage, dann fanden sich nur noch vereinzelte ältere Larven. Dass die jüngeren Entwickelungsstadien außerordentlich ungünstige Untersuchungsobjekte darstellen, kann ich vollauf bestätigen, da sie bei ihrer Kleinheit und eigenartigen Lichtbrechung im Leben fast nichts mehr als die äußere Form erkennen lassen, die Anfertigung brauchbarer Totalpräparate aber an der großen Chromatinarmut der embryonalen Kerne scheitert. Die große Mühe, die das Herausfangen der winzigen Objekte aus dem Auftrieb bereitet, wird also jedenfalls nicht belohnt und eine wirklich eingehende Bearbeitung des Gegenstandes dürfte nur auf Grund eines riesigen Materiales möglich sein. Zu bemerkenswerten Resultaten würde sie jedenfalls aber auch dann nicht führen.

Die Furchung scheint in genau der gleichen Weise vor sich zu gehen wie bei anderen Tunikaten, wenigstens stimmt sie bis zu dem 16-Zellenstadium genau mit der der *Clavellina* überein. Von da ab entziehen sich die Einzelheiten der Beobachtung. Es sei erwähnt, dass man in den 2- und 4-Zellenstadien mit starken Systemen sehr schön die Strahlungen bei der Teilung und ihre Zusammensetzung aus Alveolenzügen im Leben sehen kann. Die Furchung, die zu einem kugeligen, etwas abgeplatteten Zellenhaufen führt, verläuft sehr schnell, etwa in zwei Stunden. Die inneren Vorgänge entziehen sich jetzt der Beobachtung, bis man nach weiteren drei Stunden erkennt, dass der etwas in die Länge gestreckte, birnförmige Embryo durch eine Ringfurche sich in zwei Abschnitte sondert. In dem einen, dem hinteren, wird jetzt ein stark lichtbrechender Strang sichtbar, die Chorda, bestehend aus einer Zell-

reihe mit großen, bläschenförmigen Kernen (Fig. 1). Indem der Schwanz weiter in die Länge wächst, krümmt sich der Embryo, genau wie bei den Ascidien, innerhalb der Eihaut ein, nur erreicht der Schwanz relativ zum Körper eine viel geringere Länge als dies meistens bei den Ascidien der Fall ist; die beiden Körperteile sind hier etwa gleich lang und differieren auch im Durchmesser nicht sehr voneinander, wodurch die Larven zunächst ein etwas plumpes Aussehen erhalten. Das relativ sehr große Gehirn mit der großen Otolithenblase wird um diese Zeit auch sichtbar. Jetzt streckt sich der Embryo durch Bewegungen des Schwanzes, wobei, wie mir schien, die Eihaut zunächst nicht gesprengt wird, sondern sich dicht der Larve anschmiegt, und beginnt als Larve frei umherzuschwimmen. Die Bewegungen dieser jungen Tiere gleichen in noch viel höherem

Fig. 1.

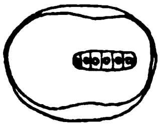


Fig. 2.

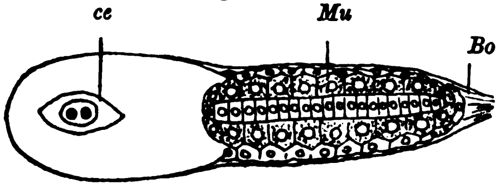
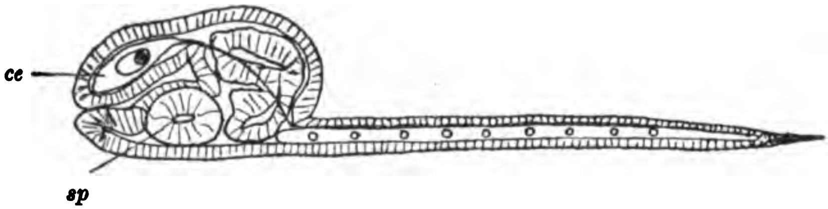


Fig. 3.



Maße als die der älteren jenen der Cercarien. Im allgemeinen lagen die Larven aber meist ruhig am Boden der Uhrschälchen.

Die junge freischwimmende Larve (Fig. 2) unterscheidet sich nur in wenigen Punkten von denen der Ascidien. Im Rumpf liegt dorsal das große Gehirn mit dem Otolithenbläschen, das zwei Gehörsteinchen enthält (*ce*). Bemerkenswert ist der Schwanz, der bereits ein typischer Appendicularienschwanz ist, abgesehen davon, dass sein Querschnitt annähernd rund ist mit einer geringen dorsoventralen Abplattung. Chorda und Ektoderm bieten nichts besonderes, dagegen ist das Schwanzmesoderm von Interesse. Es besteht nämlich jederseits von der Chorda aus zehn großen, in einer Reihe liegenden Zellen; sie sind im optischen Schnitt fünfeckig und haben große, bläschenförmige Kerne (*Mu*). Seeliger wies bekanntlich nach, dass die von Langerhans angegebene Segmentierung der Muskulatur des Appendicularienschwanzes auf ihren

Aufbau aus zehn hintereinanderliegenden Muskelzellen zurückzuführen ist. Die Entwickelung bestätigt demnach aufs schönste die Richtigkeit dieser Deutung, wenn sie einer solchen Bestätigung überhaupt bedurfte. Das Ende des Schwanzes setzt sich in eine lange, durchsichtige Borste fort (*Bo*), wie dies auch Ascidienlarven zeigen, die an den Glaswänden der Uhrschälchen u. s. w. sehr leicht festklebt. Sie ist von der Eihaut abzuleiten und etwa eben so lang wie die Larve (in Fig. 2 nicht ausgezeichnet).

Die weitere Entwickelung führt direkt zur Ausbildung der typischen Appendicularienorganisation. Zunächst sondert sich der stärker wachsende Rumpf von dem Schwanz ab, indem er besonders nach hinten und dorsal auswächst. Es wird so eine Form erreicht, wie sie Fig. 3 im Profil darstellt, ein Larvenstadium, das ich am häufigsten fand. Der Schwanz ist an der Dorsalseite stark abgesetzt, erstreckt sich aber noch nicht ventral, sondern nach hinten. Er ist bereits etwas mehr abgeplattet, aber noch nicht bandartig. In der Chorda sind die Zellgrenzen verschwunden, die Kerne aber noch größtenteils erhalten. Diese beginnen zuerst am Hinterende sich aufzulösen. Die Mesodermzellen haben sich mehr in die Länge gestreckt, zeigen aber noch keine Muskelfibrillen. Im Rumpf ist der ektodermale Kiemendarm deutlich gesondert und kommuniciert noch nicht mit dem Mitteldarm, auch ist der After noch nicht nachzuweisen[1]); über dem Kiemendarm liegt die große Gehirnblase (*ce*). Jederseits ist die Ektodermeinstülpung der Spiracula vorhanden (*sp*); sie liegen ziemlich weit ventral, sind noch nicht in den Darm durchgebrochen und zeigen noch keine Flimmerung. Von hier aus bis zur jungen Appendicularie ist nur noch ein kleiner Schritt, indem der Darmtraktus und die Spiracula fertig gestellt werden, der Schwanz sich abplattet und verbreitert und allmählich mehr ventral rückt.

Dies ist das Wenige, was ich mitteilen kann. Darnach weicht in der That die Entwickelung der Appendicularien bis auf untergeordnete Punkte, in denen bereits frühzeitig die typische Appendicularienorganisation hervortritt, von der der Ascidien nicht ab. Denn die inneren Vorgänge der ersten Entwickelung, Anlage von Chorda, Darm, Neuralrohr, Mesoderm, die sich der Beobachtung entzogen, verlaufen, nach dem Bau der Larven zu schließen, sicher in der gleichen Weise wie dort.

---

1) Die von den Verhältnissen der Ascidien abweichende ektodermale Entstehung des Kiemendarmes ist mir wahrscheinlich, weil in jüngeren Larven als die in Fig. 3 gezeichnete derselbe als eine kleine Einstülpung am Vorderende erscheint. Vielleicht ist aber auch in den Larven vom Stadium der Fig. 3 die Kommunikation mit dem Mitteldarm vorhanden und nur der Beobachtung entgangen. Dann würde jedenfalls aber der vorderste Teil des Kiemendarmes, etwa auf die Ausdehnung des Endostyls hin als Ektodermeinstülpung anzusprechen sein.

Wenn Seeliger schreibt[1]): „So wünschenswert es an sich auch wäre, über die Entwickelung dieser Tiergruppe Aufschluss zu erhalten, so darf man doch, wie ich meine, nicht erwarten, dadurch wesentlich neue Gesichtspunkte für die Beurteilung der Organisation und Stellung der Appendicularien zu gewinnen," so muss ich dem vollständig zustimmen und möchte vielleicht das wesentlichste Ergebnis meiner Beobachtungen darin erblicken, dass sie falsche Hoffnungen, die vielleicht mancher auf das Bekanntwerden dieser Entwickelung setzt, zerstören. [76]

Frankfurt a/M., den 3. September 1902.

F. A. Krupp als Freund und Förderer biologischer Studien.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

In wissenschaftlichen Kreisen dürfte es wohl ziemlich allgemein bekannt sein, dass sich Excellenz Krupp mit Vorliebe zoologischen und biologischen Studien zu widmen pflegte, wenn er auch nicht im entferntesten Anspruch darauf machte, eigentliche fachmännische Kenntnisse auf diesen Gebieten zu besitzen. Davor behütete ihn seine notorische Bescheidenheit und auch die im Umgange mit namhaften Gelehrten erworbene wirkliche Einsicht in die außerordentliche Thatsachenfülle dieser Wissenschaftszweige, mit der er — seinem ganzen Bildungsgange nach — nicht im einzelnen vertraut sein konnte. Dazu fehlten ihm bei seiner umfassenden Geschäftsthätigkeit als Chef eines der größten Fabriketablissements der Welt die nötige Zeit und Muße. Aber Krupp war trotzdem vorzüglich über alle Grundfragen der Biologie orientiert; er las die hervorragendsten Fachzeitschriften, unterhielt eine rege Korrespondenz mit einzelnen Forschern, die er auch seines näheren Umganges würdigte und suchte sich vor allem durch eigene Anschauung in seinem Laboratorium auf Villa Hügel bei Essen über die verschiedenen Tiergruppen zu unterrichten, die sein besonderes Interesse erregten. Dazu gehörten in erster Linie die Fische und Krebse der Tiefsee, die selbst zu erbeuten ihm ein besonderes Vergnügen machte.

Alljährlich, wenn der deutsche Himmel sich herbstlich trübte und der Winter im Anzuge war, traf Geheimrat Krupp seine Vorbereitungen zur Abreise an die Gestade des Mittelmeeres, um dort die mildere Luft zu genießen und — zu dredschen. Gewöhnlich verließ er sein prachtvolles Heim auf dem Hügel alsbald nach dem Weihnachtsfeste. Eine wohleingerichtete und mit allem Komfort versehene mäßig große Dampfyacht, der „Puritan", trug ihn dann durch die Wogen bis an das Ziel seiner Sehnsucht und zwar meist

---

1) Seeliger, O. *Tunicata* in Bronn's Klassen u. Ordn., 1893—97.

zuerst nach Neapel, wo er ein freudig begrüßter Gast in der Stazione zoologica war. Dieses Institut nahm er dann als Ausgangspunkt für seine Kreuz- und Querfahrten zwischen dem Festlande und Capri. Im verflossenen Frühjahr erstreckten sich die Touren aber oft noch weit über den Neapeler Golf hinaus und es wurden gelegentlich Tiefen bis zu 3000 m gelotet. An solchen Stellen pflegte Krupp dann eifrig mit dem Tiefsee-Schließnetz zu fischen, und gerade die heurige (1902er) Tour lieferte ihm schöne Objekte in Gestalt von Sergestiden, Caritiden, Schizopoden und Ruderfüßern. Mit förmlichem Enthusiasmus sprach er von diesen Funden in seinen Briefen. Er fischte neuerdings mit sehr verbesserten Netzen, an denen er einen Schließmechanismus eigener Konstruktion von seinen Technikern hatte anbringen lassen. Die spezielle Einrichtung der Verschluss- und Oeffnungsweise dieser neuen Netze wollte Krupp im Anhange zu dem Bericht über die diesjährigen Forschungen genau beschreiben und zum Nutzen Anderer, die sich mit ähnlichen Studien befassen, bekannt geben. Nun wird dies wohl von fachmännisch-befreundeter Seite, dem Wunsche des Entschlafenen gemäß, demnächst geschehen.

Bei diesen Mittelmeerfahrten war Dr. Salvatore Lo Bianco von der Dohrn'schen Station der ständige Begleiter des Geheimrats Krupp, und dieser Forscher ist es auch, welcher einen großen Teil des reichlich aufgefischten Materials zu bestimmen, resp. zu bearbeiten übernommen hat. Natürlich werden auch noch andere Spezialisten das hochinteressante Crustaceenmaterial, welches auf den Puritantouren gewonnen wurde, sichten und beschreiben.

In früheren Jahren und auch noch im vorigen (1901) bediente sich Geheimrat Krupp zu seinen Fangexkursionen eines kleineren Dampfers namens „Maja", welcher aber nicht mehr vollkommen seetüchtig war. Trotzdem aber sind die damit unternommenen Fahrten im Golf von Neapel und weiter hinaus ins offene Mittelmeer sehr ergebnisreich gewesen, wie der unlängst erschienene gedruckte Bericht ausweist[1]).

Die erste Stelle der Funde, welche die letzte Exkursion der Maja zu verzeichnen hatte, nehmen unter den erbeuteten pelagischen Tiefsee-Krebsen die Hyperiden ein. Von den 22 Arten, die überhaupt aufgefischt wurden, waren 8 für das Mittelmeer vollständig neu. Eine Art derselben (*Hyperia promontorii*) kannten wir nur aus der Nähe des Kaps der Guten Hoffnung, und eine andere (*H. Lusonii*) war bisher bloß noch im Stillen Ozean gefangen worden. Außer diesen 2 sehr seltenen Species wurden durch die letzte Krupp'sche Maja-Fahrt noch folgende pelagische Tierformen

1) Lo Bianco: Die pelagischen Tiefenfänge der Maja in der Nähe von Capri. Italienisch: In den Mitteil. der Zool. Station in Neapel, 15. Bd., 1902, S. 413ff.

(21), welche bis dahin für das Mittelmeer nicht bekannt waren, als in denselben vorkommend, festgestellt:

Fische: *Cyclothone microdon.*

Dekapoden: *Diaphoropus, Oodeopus* (Mysis-Stadien).

Schizopoden: *Brutomysis Vogtii, Thysanopoda obtusifrons, Nyctiphanes norvegica, Euphausia gibba.*

Isopoden: *Eurydice pulchra, Heterophryxus appendiculatus, Branchiophryxus nyctiphanae, Branchiphr.* n. sp. und verschiedene Arten von *Microniscus.*

Hyperiden: *Scina Rattrayi, Vibilia armata, Hyperioides longipes, Eupronoë minuta, Streetsia Streblingii.*

Cirripeden: *Nauplius* eines anormalen Cirripeden.

Anneliden: *Nectochaeta Grimaldii* ein prachtvolles Tier, welches vorher nur vom Fürsten von Monaco bei 2000 m Tiefe im Atlantischen Ozean angetroffen worden war. — Außerdem *Pedinosoma curtum* und *Haliplanes isochaeta.*

Ein Schlammnetzzug lieferte ferner noch 6 benthonische, für den Golf neue Arten in Gestalt nachstehend vermerkter Tiere:

Dekapoden: *Geryon tridens.*

Isopoden: *Apseudes grossimanus.*

Gammarinen; *Rhachotropis Grimaldii.*

Gephyreen: *Ochnesoma Steenstrupii, Echiurus sp.*

Foraminiferen: *Biloculina sphaera.*

Endlich wurden noch folgende 4 benthonische Arten, die für das Mittelmeer neu sind, erhalten:

Isopoden: *Apseudes grossimanus.*

Gammarinen: *Rhachotropis Grimaldii.*

Gephyreen: *Echiurus sp.*

Foraminiferen: *Biloculina sphaera.*

Durch die heurigen (1902er) Tiefenuntersuchungen Krupp's sind auch viele bedeutende Einsenkungen des Mittelmeergrundes, von denen man vorher gar keine Kenntnis hatte, bekannt und alsbald auf den Karten eingetragen worden. Es hat sich auch ferner dabei herausgestellt, dass manche Tiere, z. B. gewisse Tiefseekrebse, deren Vorkommen man auf den Atlantischen Ozean beschränkt glaubte, auch im Mittelmeer zu finden sind, wodurch erwiesen wird, dass dieses Becken nicht in dem Grade von dem freien Weltmeer abgeschlossen ist, wie man immer — auf Grund der bisherigen Dredge-Ergebnisse — anzunehmen geneigt war. Man weiß jetzt bestimmt — und dies ist den von Krupp angeregten und ausgeführten Fahrten ganz ausschließlich zu verdanken — dass eine Einwanderung atlantischer Tierformen ins Mittelmeer thatsächlich stattfindet und dass sich daran die verschiedensten Tiere, vornehmlich die Tiefsee-Crustaceen, in erheblicher Anzahl beteiligen.

Der in Aussicht stehende Forschungsbericht wird über die verschiedenen Gattungen und Arten, die hier in Frage kommen, genauere Auskunft geben und es wird dadurch das Verhältnis des Mittelmeerbeckens zum Ozean sich in biologischer Hinsicht als ein ganz anderes herausstellen, als es sich die dort fischenden Zoologen bisher vorgestellt haben. Dieses wichtige Resultat ist, wie hier ausdrücklich hervorgehoben werden soll, ein schönes und wichtiges Ergebnis der Krupp'schen Vorliebe für das Fischen mit dem Tiefennetz, und es kehrt hier die schon mehrmals zu verzeichnen gewesene Thatsache wieder, dass es nicht immer ein Fachmann im strikten Wortsinne zu sein braucht, dem die Wissenschaft sich für neue Entdeckungen zu Dank verpflichtet fühlen muss.

Ursprünglich unternahm Herr Krupp diese Meeresexkursionen lediglich zu gesundheitlichen Zwecken. Da er häufig an Asthma litt, so empfahl ihm sein Arzt, Seeluft zu atmen und auch bei schlechtem Wetter an Deck zu bleiben, um seinen Körper abzuhärten. Diese Art Kur schlug sehr gut an, aber Herr Krupp fühlte sich von der entsetzlichsten Langeweile geplagt, so dass er sich sträubte, eine solche Tour zum zweiten Male zu unternehmen. Da äußerte derselbe Arzt den Gedanken, dass sich ja die Luftkur durch die Beschäftigung mit zoologischen Beobachtungen amüsant und lehrreich zugleich gestalten lasse und fasste seine Konsultation in den acceptablen Vorschlag zusammen, dass Geheimrat Krupp sich durch einen Fachmann mit der Technik des Fischens und Fangens von Meerestieren bekannt machen lassen möchte. Diese Verschönerung der marinen Luftkur erschien dem lebhaften Geiste des Patienten einleuchtend, und von da ab datiert die Beschäftigung des Herrn Krupp mit Zoologie und mit dem Dredsche-Apparat. Bei Gelegenheit einer gemütlichen Aussprache in seinem Laboratorium hat mir Herr Geheimrat Krupp dieses Aufkeimen seiner Vorliebe für zoologische Dinge in der ihm eigenen herzlich-aufrichtigen Weise geschildert; der Name des betreffenden Arztes ist mir aber entfallen.

In jüngster Zeit hatte Herr Krupp aber auch ein sehr lebhaftes Interesse für die Organismen des Süßwassers gefasst, und dieser Umstand führte es herbei, dass er mich eines Tages hier in Plön aufsuchte und dabei sogleich dem Wunsche Ausdruck gab, dass er gern über die Zusammensetzung und die Periodizitätsverhältnisse des Planktons der Binnenseen informiert sein möchte. Es folgte dann meinerseits gleich bei dieser ersten Begegnung ein wohl stundenlanger Vortrag mit Demonstrationen, der — wie es schien — den Zuhörer aufs lebhafteste interessierte und zur Folge hatte, dass sich Herr Krupp wiederholt in Plön einstellte und sogar auf dem Wege der Korrespondenz fortgesetzt sich weiter zu unterrichten bestrebt war. Schließlich hatte er sich auch auf

die Herstellung von mikroskopischen Präparaten von Krebsen, Insektenlarven und Rädertieren eingeübt, so dass er es darin mit manchem berufsmäßigen Mikrographen aufnehmen konnte. Sein Material für diese Zwecke entnahm Geheimrat Krupp gewöhnlich den prächtigen, pflanzenreichen Parkteichen, die in unmittelbarer Nähe von Villa Hügel gelegen sind, und er begrüßte es mit Freuden, als ich bei Gelegenheit eines Besuches in Essen ihm den Wunsch äußerte, dass ich diese Teiche mit seiner Erlaubnis doch einmal ganz systematisch untersuchen wolle. Das war im September dieses Jahres, wo noch niemand ahnen konnte, dass der heitere, liebenswürdige und geistvolle Mann schon zwei Monate später nicht mehr zu den Lebenden zählen würde. Diese Untersuchung erstreckte sich über etwa 10 Tage und Herr Krupp erkundigte sich täglich nach etwaigen neuen oder sonstwie interessanten Funden. Einige solche gab es auch; so z. B. enthielt einer der Teiche eine *Astasia*, welche eine merkwürdige chromatische Variation zeigte, indem sie in ganz grünen, halb grün und halb rot gefärbten, sowie in nahezu vollkommen roten Exemplaren vorkam — eine Erscheinung, die von dem Algenforscher E. Lemmermann vor einigen Jahren auch in einem Fischteiche zu Sandfort in Hannover beobachtet worden ist[1]). Herr Krupp nahm an diesem Phänomen ein großes Interesse und ließ mir später noch mehrmals Untersuchungsmaterial nach Plön schicken, damit ich den Verlauf und die Natur dieses Farbenwechsels noch eingehender verfolgen könnte.

Ein anderer Parkteich war sehr reich an Algen, namentlich an gewissen Desmidiaceen. Es gab dort Exemplare des *Closterium acerosum* von ganz besonders riesiger Größe, d. h. von nahezu 1500 μ Länge, was ich als eine Eigentümlichkeit des betreffenden Teiches anzusehen geneigt war. Aber ich fand Exemplare derselben Art auch in einem Wasserbecken des Stadtparks zu Düsseldorf vor, so dass es den Anschein gewinnt, als seien diese gigantischen Desmediaceen ein provinzielles Erzeugnis von Rheinpreußen überhaupt. Da ich aber diese Größenvarietät zuerst in einem Teiche auf dem Hügel angetroffen hatte, legte ich ihr den Namen *Kruppiana* bei. Herr Geheimrat Krupp machte sich mit diesen Detailergebnissen, soweit es seine Zeit erlaubte, gern bekannt und unterstützte mich auch bei anderen Forschungen, die ich außerhalb seiner Besitzung in der Umgebung von Essen vornahm. Er war dadurch von selbst zu der Ansicht gelangt, dass eine derartige Untersuchung der Binnengewässer ebenso zum Ausbau der Wissenschaft gehöre und ebenso verdienstlich sei, wie die Durchforschung des Meeres, welcher er seinerseits sich mit so viel Energie und Erfolg gewidmet hatte. Es lag ihm ganz ferne, die Beschäftigung mit dem Süß-

---

1) Vergl. Forschungsber. der Biol. Station zu Plön. V. Teil, S. 83, 1897.

wasser als eine wissenschaftliche Thätigkeit zweiten Ranges anzusehen, wie dies manchmal von solchen geschieht, die keine Ahnung von dem Organismen-Reichtum haben, der in unseren Seen und Teichen zur Zeit des Frühjahrs und während der warmen Sommermonate zu finden ist. Herr Krupp hatte sich diese Verhältnisse hier in Plön angesehen und war deshalb von der Ersprießlichkeit biologischer Forschungen am Süßwasser auf das Vollständigste überzeugt. Dieser Ueberzeugung gemäß unterstützte er denn auch derartige Forschungen, wo er irgend konnte und es machte ihm viel Vergnügen, gerade solche Schwierigkeiten zu beseitigen, die sich infolge unzureichender finanzieller Mittel bei irgend einem Forscher, dessen Thätigkeit er schätzte, erhoben hatten. Mit feinstem Verständnis wusste er solche Beengungen zu entdecken und sie mit größtem Zartgefühl aus der Welt zu schaffen. Er war ein Mann von beispielloser Liebenswürdigkeit, von ausgezeichnetem Taktgefühl und von größter Treue im Festhalten der einmal angeknüpften Beziehungen. Zahlreiche Männer der Wissenschaft, die ihn in der eben angedeuteten Hinsicht kennen gelernt haben, dürften schwerlich einen Ersatz für den Mann finden, der ihnen so jäh durch den Tod entrissen worden ist. Diejenigen, welche sich der prompten Hilfsbereitschaft des Verstorbenen bei ihren wissenschaftlichen Arbeiten zu erfreuen gehabt haben, werden ihm ein dankbares, unauslöschliches Andenken bewahren und deren sind nicht wenige. —

Seine Liebe zur Wissenschaft bekundete Geheimrat Krupp auch bei der Erziehung seiner beiden Töchter, insofern er den Fächern der Chemie und Physik im Unterricht derselben eine breite Stelle angewiesen hatte. An zwei Tagen der Woche hörten beide junge Damen den mehrstündigen Vortrag eines tüchtigen Chemikers, der ihnen zugleich die erläuternden Experimente vorführte, um auf diese Weise die Grundthatsachen ihrem Gedächtnis besser einzuprägen. In einem der Gartenpavillons ist zu diesem Zwecke ein vollständig ausgerüstetes chemisches Laboratorium vorhanden, welches auch einen großen Projektionsapparat von C. Zeiß enthält, der häufig zur direkten Vorführung von Krystallisationsprozessen u. dergl. in Funktion tritt, um die auch in ästhetischer Hinsicht wirksamen Naturprozesse den jugendlichen Schülerinnen klar vor Augen zu stellen.

Bei Gelegenheit eines Gesprächs über Mädchenerziehung entwickelte mir Geheimrat Krupp in wenigen Worten seine Ansicht darüber und sagte, dass es ihm das wichtigste zu sein scheine, wenn ein junges, weibliches Geschöpf zu einer maßvollen Bethätigung der Freude am Leben, zu humorvoller Auffassung von Widerwärtigkeiten und zur Einsicht in die uns tagtäglich umgebenden Naturvorgänge angeleitet werde. Dies bewahre das jugendliche

Gemüt vor Blasiertheit und werde auch eine Waffe dagegen sein, sich durch den Ernst des Lebens verbittern zu lassen. Das sind herrliche, schöne Worte, die in kürzester Fassung die ganze Pädagogik in ihrer Anwendung auf das Weib enthalten.

Krupp war kein Vater, der seine Zärtlichkeit den beiden Kindern gegenüber äußerlich zu bekunden vermochte; dies lag in seiner überaus schüchternen und zurückhaltenden Charaktereigentümlichkeit, die er nie völlig zu überwinden vermocht hat. Aus Andeutungen aber, die er gesprächsweise machte, ließ sich zur Genüge entnehmen, dass er, wie kaum ein Anderer, den zartesten Sinn für die seelischen Bedürfnisse des Weibes besaß, und dass er von diesem Gesichtspunkte aus auch für die richtige geistige Ausbildung seiner Töchter aufs sorglichste bedacht war. Jeder, der ihn näher kennen zu lernen den Vorzug hatte, wird das bestätigen und nur den gleichen Eindruck erhalten haben, der mir unverlöschlich von dem Verstorbenen geblieben ist, nämlich den, dass F. A. Krupp im vollsten Sinne des Wortes eine anima candida war, in deren Nähe man sich nur wohl befinden und sich wie in eine reinere Atmosphäre gehoben fühlen konnte. Dies möchte ich auch in diesen, Herrn Krupp hauptsächlich nur als Freund und Gönner der Wissenschaft schildernden Zeilen zum Ausdrucke bringen, welche vorwiegend einem höher gebildeten und daher verständnisvollen Publikum zu Gesicht kommen werden, das eine richtigere Logik besitzt, als jene fatalen Weltverbesserer, die sich Vertreter des Sozialismus nennen, im Grunde aber doch nur als die Repräsentanten eines sehr beschränkten Unterthanenverstandes gelten können.

Wie praktisch Geheimrath Krupp auch in wissenschaftlicher Beziehung zu denken pflegte, geht sehr klar aus dem Umstande hervor, dass er sich zu eigenem Gebrauch ein Zoologisches Lexikon angelegt hatte, welches besonders die Namen zahlreicher Meerestiere enthielt, über deren systematische Stellung, geographische Verbreitung, wichtigste anatomische Charaktere u. dergl. kurze Notizen beigefügt waren. Um ein derartiges Nachschlagebuch selbst ganz und gar auszuarbeiten und für die allgemeine Benutzung geeignet zu machen — dazu reichte natürlich weder die Zeit noch die litterarische Belesenheit des vielbeschäftigten Herrn Krupp aus und so kam er auf den guten Gedanken, das betreffende Lexikon nach seiner Grundidee von einer Anzahl tüchtiger Fachzoologen ausarbeiten zu lassen, die gegenwärtig noch dabei sind, dieses von Krupp inspirierte und auf Kosten desselben zu druckende Werk herzustellen. Eine vorläufige Ausgabe desselben, die im vorigen Jahre (1901) erschien, liegt mir vor und sie ist bereits so reichhaltig, dass sie in vielen Fällen ausgezeichnete Auskunft giebt. Aber da sie doch noch verbesserungsfähig war, so wurde sie der

Oeffentlichkeit noch nicht übergeben, sondern eine zweite Auflage geplant, an deren Herstellung aber noch von einer ganzen Reihe Gelehrter gearbeitet wird. Hoffentlich erleidet dieses treffliche Unternehmen durch das Hinscheiden seines geistigen Urhebers keine allzugroße Verzögerung.

Zum Schluss möchte ich noch einige Mitteilungen über die naturwissenschaftlichen Museen beifügen, die sich auf dem Hügel befinden. Dieselben sind in zwei Gartenpavillons untergebracht und sie bergen manches kostbare Objekt in kleinem Raume. Das eine (östliche) dieser Gartenhäuser enthält die zoologische Kollektion, welche begreiflicherweise reich an Vertretern der Mittelmeerfauna ist und insbesondere sehr schön konservierte Holothurien, Seeigel, Quallen und Fische aufweist. Auch steht hier ein großer Schrank mit mikroskopischen Präparaten, die wohlgeordnet und katalogisiert sind. Nicht minder findet man daselbst eine vorzüglich zusammengestellte Bibliothek zum Handgebrauch mit den unentbehrlichsten Werken der neueren Fachlitteratur — obenan der vielbändige Challenger-Report, den Geheimrat Krupp mit Vorliebe studierte. Im Parterre desselben Pavillons ist die paläontologische Sammlung aufgestellt, welche viele prächtige Versteinerungen aus Pappenheim und Solnhofen zeigt, darunter sehr schöne Exemplare eines kleineren Flugsauriers (*Pterodactylus elegans*). In einer Nische steht hier auch das armsdicke und nahezu meterlange Schienbein von *Diplodocus* aus den Como Beds in Wyoming (Nordamerika), daneben der mächtige Oberschenkelknochen des *Brontosaurus excelsus* Marsh aus der oberen Zone der eben genannten amerikanischen Landschaft. Auf einem Tische gegenüber liegt der Schädel des *Titanotherium ingens*, eines Riesensäugetiers von der Größe eines starken Nashorns. Dieses Objekt gehört zu den neuesten Erwerbungen des Krupp'schen Fossilien-Museums, die bisher von einen Fachpaläontologen in Vorschlag gebracht und dann von Herrn Krupp fast ausnahmslos genehmigt wurden.

Der nahe dabei liegende zweite Pavillon (der westliche) ist das Heim der geologischen Sammlung und diese beherbergt namentlich solche Funde von Fossilien, die in der Nähe von Essen gemacht worden sind. Dazu gehören hauptsächlich Schwämme, die in vorzüglich erhaltenen Exemplaren vertreten sind, wie z. B. *Coryonella foraminosa*, *Pachytillodia* u. dergl. Ferner sieht man hier Moostierchen-Gehäuse (*Ceriopora polymorpha*) und zahlreiche Muscheln *Rhynchonella difformis*, *Ostrea diluviana*, *Exogyra halitioidea*, *Spondylus striatus*, *Pecten asper* u. s. w. Eine Eigentümlichkeit der bei Essen aufgefundenen Tier-Reste besteht darin, dass zwischen denselben stets sehr viele Haifisch- und Saurierzähne angetroffen werden. Von diesen sieht man ganze Kästen, die damit angefüllt sind, auf Tischen stehen. Fast ebenso zahlreich sind die

Spitzen des Rückenschulpes von Belemniten, die sogenannten Donnerkeile, die ebenfalls bei Essen in Menge zur Auffindung gelangen. In demselben Saale, wo diese Gegenstände aufgestellt sind, war auch ein riesiger Meteorstein, der in Ostafrika niedergefallen ist, aufbewahrt. Sein Gewicht beträgt vier Zentner. Er besteht — wie die Analyse im Krupp'schen Fabriklaboratorium ergeben hat, aus einer Eisenmasse, die nahezu dieselbe Zusammensetzung besitzt, wie der von der Firma Krupp als Spezialität produzierte Gussstahl. Das ursprüngliche Gewicht dieses Metallklumpens war acht Zentner. Vor einigen Jahren hat man ihn aber in zwei gleiche Stücke zersägt, wovon das eine an ein süddeutsches Mineralien-Kabinet abgegeben worden ist. Auf der Schnittfläche lässt sich dieser Meteorstein nur sehr schwer ritzen; er hat eine ganz erstaunliche Härte. Bei seiner bedeutenden Größe muss dieser afrikanische Eisenblock als ein sehr wertvolles Stück der Krupp'schen Sammlungen betrachtet werden.

Im laufenden Jahre (1902) war Geheimrat Krupp, wie gewöhnlich, ebenfalls in Italien und erstreckte dieses Mal seine Fahrten bis zu den äolischen Inseln hinunter, überall eifrig fischend und dredschend. Nach dem, was er mir selbst über diese neue Tour von unterwegs brieflich mitzuteilen die Güte hatte, soll dieselbe noch weit ergebnisreicher als die vorjährige ausgefallen sein. Das Material ist aber noch nicht vollständig bestimmt und so werden wir wohl noch eine Weile zu warten haben, bevor das Verzeichnis und die Beschreibung der vom „Puritan“ heimgebrachten Organismen von Seiten der jetzt damit beschäftigten Spezialisten veröffentlicht werden wird.

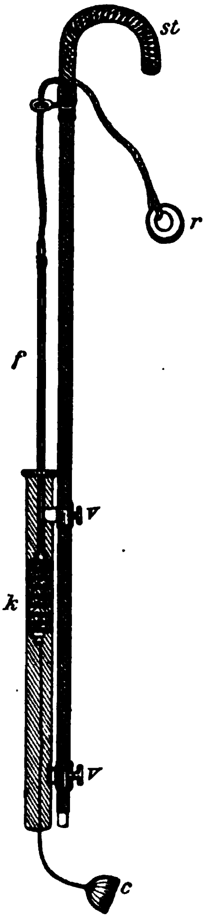
Möge die hier gegebene anspruchslose Darstellung von der im Dienste der Wissenschaft von Geheimrat Krupp ausgeübte Thätigkeit als praktischer Erforscher der Tiefsee das Bild des liebenswürdigen Mannes vervollständigen, welches in diesen Tagen von den Zeitungen und Zeitschriften aller Kulturnationen entworfen worden ist. Es gewährt mir eine aufrichtige Genugthuung, in der Lage zu sein, aus eigener Anschauung und Erfahrung heraus über diesen in jeder Hinsicht hervorragenden und ausgezeichneten Mäcen der biologischen Wissenschaft berichten zu können.

Ein Schlammsauger zum Erbeuten von Rhizopoden, Infusorien und Algen.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

Um der in der oberflächlichen Schlammschicht von Tümpeln und Teichen befindlichen Wurzelfüßer habhaft zu werden, empfiehlt der bekannte amerikanische Forscher Leidy einen gewöhnlichen

Blechlöffel (in dessen Mitte man vorher ein kleines Loch gebohrt hat) an einem Stocke zu befestigen und nun mit dieser Vorrichtung die obere Schicht des am Boden solcher Wasseransammlungen lagernden Schlickes wegzunehmen, welcher dann zahlreiche Amöben und Foraminiferen enthalten werde. Wer diesen Vorschlag von Leidy befolgt hat, wird aus eigener Erfahrung sich erinnern, wie oft ihm bei etwas eiliger Handhabung des an einem so langen Stiele steckenden Löffels der eben erbeutete schöne Detritus wieder fortgeschwemmt worden ist, und wie häufig das Wasser eines kleinen Tümpels durch das Aufrühren des Grundes auf viele Minuten stark getrübt wurde, so dass man nichts mehr sehen, sondern mit dem Löffel nur noch am Boden des betreffenden Wasserbeckens hintasten konnte, um auf gut Glück eine kleine Portion Schlamm zu gewinnen. In ganz ähnlicher Weise verfahren die Diatomeensammler, wenn sie sich aus Gräben und Teichen die zu grunde gesunkenen Panzer der abgestorbenen Kieselalgen verschaffen wollen, die dort oft in ganzen Lagern zusammengeschart vorzufinden sind. In Ermangelung eines besseren Apparates kann man freilich auch mit einem solchen primitiven Schöpflöffel zum Ziele kommen; aber es ist eine sehr unzuverlässige und zeitraubende Prozedur, sich dieser Leidy'schen Rhizopodenfangvorrichtung zu bedienen. Ich habe sie deshalb längst in die Ecke gestellt und verwende auf meinen Exkursionen an die seichteren Gewässer der Plöner Umgebung einen Schlammsauger, der sich sehr gut bewährt hat und den ich für die Exploration der kleineren Süßwasserbecken aufs angelegentlichste empfehlen kann.



In der beistehenden Figur ist das sehr einfache Instrument abgebildet. Es besteht im wesentlichen aus einem Messingrohr von 40—45 cm Länge und 2,5 cm Weite, in dessen Innerem sich ein kleiner (6 cm langer) Kolben (*k*) auf- und abbewegen lässt. Vorn trägt derselbe eine Führungsstange aus starkem Messingdraht (*f*), die durch ein in den Deckel des Rohres gebohrtes Loch hindurchgeht. Dieses Rohr befestigt man, zum Zwecke seines Gebrauches, mit den Klemmschrauben (*v*) an einem durch die beiden Messinghülsen gesteckten Spazierstock (*st*), nachdem man durch die am oberen Ende der Führungsstange angebrachte Oese eine Hanfschnur gezogen hat, welche man mit Hilfe des als Griff funktionierenden Ringes (*r*) anzuziehen vermag. Der Verschluss der unteren Rohröffnung wird durch ein halbkugeliges Holz- oder Korkstück (*c*) bewirkt, welches an einer starken Darmsaite von ausreichender Länge befestigt ist. Ergreift man nun diesen Schlammsauger an seinem Stiel, d. h. an dem gebogenen Ende des Spazierstockes, woran er

festgeschraubt ist, und hält ihn vom Ufer oder vom Boote aus etwas schräg gegen die obere Schlammdecke des Teichgrundes, so kann man durch einen sanften Zug an dem Ringe (*r*) (nachdem man vorher den Kolben bis ans untere Rohrende hinabgeschoben hat) 80—100 ccm Schlick in einem Nu erbeuten, und zwar ohne jegliche Trübung des Wassers. Ebenso kann man das Rohr in ein dichtes Gewirr von Wasserpflanzen einsenken und von daher ebenfalls in einem Augenblick die dort sich aufhaltenden Rotatorien, Oligochäten und Infusorien erhaschen und zwar so bequem und sicher, wie es auf keine andere Weise möglich ist.

Jedem, dem ich hier an Ort und Stelle das vorliegende Instrument demonstriert habe, war von der Sicherheit, mit der es funktioniert, in hohem Maße erbaut. Ich habe die Anfertigung und den Verkauf desselben Herrn Universitätsmechaniker A. Zwickert in Kiel (Dän. Str. 25) übertragen, der diesen sehr brauchbaren Schlammsauger in eleganter, dauerhafter Ausführung zum Preise von 10 Mk. an die Interessenten liefern wird.

Hinzufügen will ich noch, dass man den in Rede stehenden Apparat auch noch in Tiefen von 2—3 m verwenden kann, wenn man den Spazierstock mit einem entsprechend langen Bambusrohr (Angelrute) vertauscht und die an der Führungsstange befestigte Schnur natürlich ebenfalls um soviel, als durch diese Vertauschung erforderlich wird, verlängert. [91]

Plön, den 16. November 1902.

Leo Königsberger. Hermann von Helmholtz. Erster Band. Gr. 8. XI und 375 Seiten. Mit 3 Bildnissen. Braunschweig. Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn. 1902.

Von der großen Biographie des genialen Forschers ist soeben in gediegener Ausstattung und einer des Mannes, dem sie gilt, durchaus würdigen Vollendung der erste Band ausgegeben worden. Er verfolgt die Schilderung des Lebensganges und der Wirksamkeit des Gelehrten bis zum Mai 1861. Seine Thätigkeit auf den verschiedenen Gebieten der Anatomie, Physiologie, Physik, Mathematik und Erkenntnislehre darzustellen, war wohl niemand so geeignet als Königsberger. Mit Helmholtz' Persönlichkeit und Gedankenarbeit durch mehrjährigen Umgang in vollkommenster Weise vertraut, von der Familie und den Freunden durch Mitteilung vertraulicher Briefe und anderer Papiere unterstützt, konnte er nicht nur die äußeren Lebensschicksale anziehend schildern, sondern es ist ihm auch gelungen, von der Gedankenarbeit des einzigen Mannes eine anschauliche Darstellung zu geben. Selbst von denjenigen Arbeiten, die Königsberger's Fachstudien fernliegen, giebt er zutreffende und klare Inhaltsangaben, welche den Leser in den Stand setzen, die wissenschaftlichen Leistungen von Helmholtz zu verfolgen und zu würdigen[1]). Und diese Inhalts-

1) Beim aufmerksamen Lesen des Buches habe ich doch nur an zwei Stellen den Eindruck vollkommener Klarheit vermisst. So auf S. 128 oben,

angaben sind nicht trocken an einander gereiht, sondern in den Gang der Erzählung der Lebensschicksale eingeflochten, durch Mitteilungen aus dem Briefwechsel mit Fachgenossen und Freunden und den Familienangehörigen erläutert und belebt, so dass eine äußerst anregende Darstellung entsteht. Diese Briefe liefern einen wichtigen Beitrag zur Kenntnis des regen wissenschaftlichen Verkehrs zwischen den Männern, denen wir die Neubegründung der Physiologie verdanken, und zugleich ein glänzendes Beispiel aufrichtiger und aufopfernder Freundschaft. Namentlich Emil du Bois-Reymond erscheint in ihnen durch seine uneigennützigen Bemühungen, den Freund, dessen geistige Größe er früher als alle anderen erkannt hat, zur Geltung zu bringen, in einem ihn aufs höchste ehrenden Lichte.

Unter den mitgeteilten Briefen nehmen noch die des Vaters und an den Vater unser Interesse besonders in Anspruch. Bei aller Freude und allem berechtigten Stolz auf den großen Sohn kann der Vater, der ganz in philosophischen Ideen lebt und insbesondere für Fichte begeistert ist, dem Sohne nicht immer beistimmen und macht ihm Einwendungen von seinem metaphysischen Standpunkt aus. Das veranlasst u. a. den letzteren einmal zu einer gründlicheren Darlegung des seinigen. Ich benutze gern die von der Verlagsbuchhandlung gütigst gewährte Erlaubnis, die betreffende Stelle nachstehend zum Abdruck zu bringen, da sie auch heute noch für das Verhältnis der Naturwissenschaft, insbesondere der Physiologie, zur Philosophie von Wert ist. Ich bin überzeugt, dass jeder Leser dieses Buches den gleichen Genuss davon haben wird, wie ich ihn gehabt habe, und dass er mit der gleichen Spannung den Schlussband erwarten wird, dessen Erscheinen die Verlagshandlung für den Anfang des neuen Jahres verspricht. [23]

J. Rosenthal.

Anhang.

Helmholtz an seinen Vater.

4. März 1857.

„Der Gesichtspunkt, von welchem aus Du das Fichte'sche Buch über Anthropologie[1]) betrachtest, ist mir sehr interessant, ich habe diese Betrachtungsweise allerdings nicht an das Buch angelegt. Mit den Grundsätzen über das Philosophieren, die Du dabei aussprichst, stimme ich ganz überein, und wenn ich das Buch auch nur als einen etwas gelungenen Versuch betrachten darf, diese Grundsätze durchzuführen, so will ich es mir gelegentlich, wenn ich Zeit finde, wieder vornehmen und mich nicht durch einzelne Willkürlichkeiten in der Ausführung

---

wo es sich um Messung der Zeiten handelt, in welchen nach Muskelreizung die Energie des Muskels bis zu bestimmten, durch die zugefügten Gewichte (die „Ueberlastung") gemessenen Werten ansteigt; so S. 240, wo bei der Besprechung des Astigmatismus die mangelhafte Centrierung der Augenmedien erwähnt ist, während der Hauptnachdruck auf die Abweichung der vorderen Hornhautfläche von der Kugelgestalt gelegt sein sollte. Druckfehlern bin ich nur selten begegnet. Auf S. 278 Z. 6 v. o. wird Frauenstädt ein seinen Meister Schopenhauer überall „angreifender" Schüler genannt; es soll wohl heißen „anpreisender".

1) Es ist ein Buch des jüngeren Fichte (Immanuel, Prof. in Tübingen) gemeint; mit diesem war der Vater Helmholtz' persönlich eng befreundet.

wieder abschrecken lassen. Wir mathematischen Naturforscher sind zu einer sehr ängstlichen Genauigkeit in der Prüfung der Thatsachen und Schlussfolgen diszipliniert und zwingen uns gegenseitig, unsere Gedankensprünge in den Hypothesen, mit denen wir das noch unerforschte Terrain zu sondieren suchen, sehr kurz und knapp zu machen, so dass wir vielleicht eine zu große Furcht vor einer kühneren Benutzung der wissenschaftlichen Thatsachen haben, die bei anderen Gelegenheiten doch berechtigt sein kann.

Es scheint mir aus Deinem Briefe hervorzugehen, als wenn Du einen gewissen Verdacht hättest, ich könnte ein Anhänger der trivialen Tiraden von Vogt und Moleschott sein. Nicht im Entferntesten. Ich muss auch entschieden dagegen protestieren, dass Du diese beiden Leute als Repräsentanten der Naturforschung betrachtest. Keiner von beiden hat bis jetzt durch wissenschaftliche Spezialforschungen erwiesen, dass er die Achtung vor den Facten und die Besonnenheit in den Schlussfolgerungen sich zu eigen gemacht habe, welche durch die Schule der Naturforschung erlangt werden. Ein besonnener Naturforscher weiß sehr wohl, dass er dadurch, dass er etwas tiefer in das verwickelte Treiben der Naturprozesse Einblick genommen hat, noch nicht die Spur mehr berechtigt ist, über die Natur der Seele abzusprechen als jeder andere Mensch. Ich glaube deshalb auch nicht, dass Du Recht hast, wenn Du die größere Zahl der besonnenen Naturforscher als Feinde der Philosophie bezeichnest. Indifferent ist allerdings der größere Teil geworden, die Schuld davon sehe ich aber allein in den Ausschweifungen von Hegel's und Schelling's Philosophie, welche Leute ihnen allerdings als Repräsentanten aller Philosophie hingestellt wurden. Aber Lotze hat z. B. einen ziemlich ausgebreiteten Kreis von Freunden unter den Naturforschern. Ich selbst freilich kann an dem keinen Gefallen finden. Er ist mir nicht scharf und streng genug. Ich selbst fühle sehr lebhaft das Bedürfnis einer spezielleren Durcharbeitung gewisser Fragen, an welche aber, so viel ich weiß, kein neuerer Philosoph sich gemacht hat, und die ganz auf dem von Kant in seinen Umrissen erforschten Felde der a priorischen Begriffe liegen, so z. B. die Ableitung der geometrischen und mechanischen Grundsätze, der Grund, warum wir das Reale in zwei Abstraktionen, Materie und Kraft, logisch auflösen müssen u. s. w., dann wieder die Gesetze der unbewussten Analogieschlüsse, durch welche wir von den sinnlichen Empfindungen zu den sinnlichen Wahrnehmungen gelangen und anderes. Ich sehe sehr wohl ein, dass dergleichen nur durch philosophische Untersuchungen gelöst werden kann und wirklich durch solche lösbar ist, und fühle deshalb das Bedürfnis weitergehender philosophischer Erkenntnis. Schopenhauer gebe ich Dir ganz Preis; was ich selbst bisher von ihm gelesen habe, hat mir gründlich missfallen. Du hattest übrigens in Deinem letzten Briefe nichts über mein angebliches Plagiat[1]) an ihn erwähnt, sondern in einem früheren Briefe aus dem September, und da ich in mehreren Briefen an Andere und von Anderen die Sache selbst erwähnt und erwähnt gefunden hatte, so war ich nicht sicher, ob sie zwischen uns Beiden zur Sprache gekommen sei".

---

1) Frauenstädt hatte, wie der Vater am 27. September 1856 mitteilte, H. beschuldigt, er habe in seiner Vorlesung zu Kant's Gedächtnis von Sch. entlehnt, was er über das Verhältnis des sinnlichen Eindruckes zur Vorstellung gesagt, ohne jenen zu nennen; „was er aber als solches anführt, ist teils aus Kant, teils aus Fichte's Vorlesungen über das Verhältnis der Logik zur Philosophie, von der ich mich erinnere, dass sie Sch. zugleich mit mir gehört hat."

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 1. Februar 1903. № 3.

Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden.

Von Dr. H. von Buttel-Reepen (Berlin).

(Fortsetzung.)

Die Entstehung der Zellen im Neste von *Halictus quadricinctus* haben wir uns nach den Verhoeff'schen Untersuchungen, wie folgt, vorzustellen. Das Weibchen gräbt senkrecht in den Lehmboden einen Schacht von 8—10 cm Länge und beginnt dann seitwärts eine Zelle — oft auch mehrere Zellen zugleich — auszuarbeiten. Erst wenn die Zellen fertig und versorgt sind, wird das Gewölbe angelegt. „In dieser Periode befindet sich *H. quadricinctus* also noch auf der Kulturstufe der niedriger stehenden Genossen[1]), d. h. er muss dieselbe regelmäßig wieder durchmachen (Beispiel für Haeckel's biogenetisches Grundgesetz)."

„Nachdem das Gewölbe aber einmal in Angriff genommen ist, wird es sogleich vollendet, und dadurch wird die Zahl der in jeder Wabe enthaltenen Zellen entgiltig bestimmt."

1) *Halictus sexcinctus* F. z. B. hat nach Verhoeff dieselbe Nestkonstruktion, nur mit dem Unterschied, dass noch das Gewölbe fehlt. Nach den gemeinsamen Untersuchungen von Friese, Alfken und mir baut *H. sexcinctus* in der Umgebung von Jena jedoch vollkommen anders. Es muss hier aber betont werden, dass der Nestbau der Solitären oft lokal variiert.

Schließlich hängt die Wabe so gut wie frei in dem Gewölbe, da nur ganz dünne Lehmsäulchen übrig bleiben. Die Zellen werden also isoliert von dem umgebenden Erdboden. Die mit Speichel durchtränkten Zellwände bedingen genügende Festigkeit.

Die Zellen finden sich stets einseitig an dem Schacht in fast horizontaler Lage angeordnet, wie es die Abbildung (Fig. 10 S. 30) zeigt. Der Schacht selbst verlängert sich nach unten senkrecht in einen „Notgang", in dem sich das Weibchen mutmaßlich bei Gefahr verbirgt (Verhoeff). Die biologische Bedeutung dieses blindendigenden Ganges scheint mir noch nicht festzustehen. Feinde, die das Weibchen in dem Neste angreifen, giebt es, soviel wir wissen, nicht. Es bleibt daher unerklärt, wie sich der Instinkt ausbilden konnte, einen „Notgang" anzulegen.

Der Kontakt von „Mutter" und „Kind". Dieser kleine erstaunlich zweckmäßige Bau giebt uns nun also die Gewähr, dass die „Mutter" ihr „Kind" kennen lernt, wie man es gewöhnlich in anthropomorphistischer Bezeichnung zu benennen pflegt. Ich will hier gleich betonen, dass diese Ausdrücke Begriffsverwirrungen verursachen, denen sich selbst solche nicht zu entziehen vermögen, die ganz genau wissen, wie es bei den Insekten zugeht. Da wird gemeint, dass mit diesem Kontakt von Mutter und Kind auch zugleich „Mutterliebe" und „Kindesliebe" gegeben sei u. s. w. Nichts verkehrter als das! Wer da weiß, mit welcher „Gemütsruhe" (würde die alte Tierpsychologie sagen) oder mit welcher „Roheit" selbst die Mitglieder des höchst entwickelten Bienenstaates, die in ständigem Kontakt mit „Mutter", „Kindern", „Schwestern" und „Brüdern" leben, ihre „Familienmitglieder" unter Umständen verzehren oder verschmachten lassen resp. töten, der wird erkennen, wie verfehlt eine solche Bezeichnungsweise ist und dass durch sie die wahren Verhältnisse nur verschleiert werden. Wir werden weiterhin (s. „Brutpflege bei den Hummeln" S. 99) auch sehen, dass dieser Kontakt in dieser Beziehung sicherlich nicht den geringsten Anstoß in der Richtung zur Staatenbildung gegeben hat[1]).

Aber nicht nur durch die relativ große Anzahl von Zellen ge-

---

1) Von einer „Mutterliebe" kann bei der Staatenbildung der *Apis mellifica* überhaupt keine Rede sein. Der Brutpflege-Instinkt ist der Mutterbiene vollkommen verloren gegangen, sie legt nur rein mechanisch ihre Eier und kümmert sich um das weitere Schicksal derselben nicht im Allergeringsten. Bei den Ameisen finden wir ebenfalls keine „Mutterliebe", s. die Schriften des Jesuitenpaters Wasmann, Instinkt und Intelligenz im Tierreich, 2. Aufl. Freiburg i. Br. 1899; ders. Vergleich. Studien über d. Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere, 2. Aufl. Freiburg i. Br. 1900. Kann ich auch dem ausgezeichneten Ameisenforscher nicht in allem zustimmen, was er in diesen Schriften niedergelegt hat, so begegnen wir uns doch bei den meisten Fragen in vollster Harmonie, soweit die staatenbildenden Hymenopteren in Frage kommen.

langt *H. quadricinctus* dazu, das Ausschlüpfen der jungen Bienen zu erleben, nach Verhoeff hat sich außerdem bei dieser Art ein eigentümlicher Instinkt entwickelt, welcher zu demselben Ziele leitet. „Wir stoßen hier bei *Halictus quadricinctus* auf ein Stück mütterlichen Ueberlebens, d. h. auf einen neuen Lebensabschnitt über das Ende der Thätigkeit anderer solitärer Bienen hinaus.“

„Ich nahm bisher an, dass die früher von mir beobachtete Berührung von Mutter und Kind bei dieser Biene durch den geschilderten Zellenreichtum entstände. Aber in der großen Mehrzahl der Fälle lernen wir doch ein wesentlich anderes Moment kennen. Hier ist seit mehr oder weniger langer Zeit schon die letzte Zelle versorgt worden. Trotzdem sich also im Eierstock des Weibchens keine Keime mehr entwickeln, stirbt es nicht ab, sondern lebt weiter auf der Wabe brütend und etwaige Feinde abwehrend.“

„Die Entwickelung der Propagationszellen ist sonst der Motor für die Thätigkeit sorgender Kerfe. Dieser Motor fällt hier plötzlich fort, wir sehen die Biene eine alte Sorge weiter fortsetzen, aber die frühere Triebfeder fehlt. Wir stehen an einem bedeutsamen Abschnitt der Bienenkulturentwickelung, ohne dass sich irgend ein Grund für diese fortgesetzte Mutterliebe finden ließe. Gerade dieses Stück des Lebens unserer Biene, diese (ich möchte sagen) mehr ruhige Lebensabendperiode, ist etwas recht Menschliches[1].“

Diese liebenswürdige unser Gemüt ansprechende Schilderung des sorgfältigen Forschers giebt uns eine wertvolle Beobachtung; aber die antropomorphistische Behandlung zeigt, wie gerade durch sie ziemlich nahe liegende Folgerungen in die Ferne rücken. Giebt es wirklich „keinen Grund für diese fortgesetzte Mutterliebe“? Für die „Mutterliebe“ allerdings wohl kaum; aber eliminieren wir diese Idee, so ergiebt sich, dass hier lediglich Selectionsprozesse walteten. Im Kampfe ums Dasein hatten die Artgenossen das Uebergewicht, welche durch besondere Veranlagung (Keimesvariation) den Anschluss an das Auskriechen der Jungen erreichten, so dass eine ständige Bewachung des Nestes erzielt, oder aber, wie Verhoeff meint, durch „Bebrütung“ der Zellen eine sichere Entwickelung erreicht wurde. Die anderen wurden allmählich ausgemerzt, bis schließlich die betreffenden Instinkte bei den überlebenden Artgenossen dominierend wurden. — Jedenfalls dürfen wir, so glaube ich, bei Fragen dieser Art, soweit sie so tief stehende Tiere betreffen, nicht psychologische, sondern nur biologische Motive als Ursache annehmen[2]).

1) Verhoeff, C., Zur Lebensgeschichte der Gattung Halictus etc. l. c.

2) Bei *Halictus sexcinctus* wird nach den Ermittelungen von Friese und mir der Anschluss an die Jungen ohne diese „Kulturentwickelung“ erreicht. Wir fanden in fünf dicht bei einander liegenden Nestern mit insgesamt ca. 50 Jungen, alle

Eine Bebrütung der Zellen durch das Weibchen, wie gemutmaßt wurde, erscheint mir freilich sehr unwahrscheinlich. Die Eigenwärme des einen Weibchens ist eine so geringe, dass eine Beeinflussung durch die relativ dicken Lehmzellen hindurch von keiner Bedeutung erscheint. Weiteres über das sogenannte Bebrüten in einem späteren Kapitel. Eine Beeinflussung der auskriechenden Jungen durch die Mutter ist meines Erachtens nicht anzunehmen. Auch eine Anpassung irgend welcher Art seitens der Jungen an die Mutter erscheint gleichfalls ausgeschlossen[1]). Der einzige Fortschritt im Sinne der Koloniebildung dürfte darin zu finden sein, dass auch nach Abschluss der Zellen fast ständig Tiere in den Nestern vorhanden sind, so dass Schmarotzer bei Kolonien dieser Art nicht so leichtes Spiel haben dürften, ihre Eier in die Zellen abzulegen[2]).

Da in dieser Bewachung des Nestes ein wesentliches Mittel zu erblicken ist, den Kampf ums Dasein besser zu bestehen, so dürfte es auch fraglos sein, dass hier die Selektion besonders stark eingesetzt haben dürfte und dass wir berechtigt sind, bei höheren Formen der Koloniebildung eine ständige Bewachung vorauszusetzen. Wir werden sehen, dass diese Voraussetzung zutrifft und sich anscheinend schon bei einer anderen Art der Gattung *Halictus* erfüllt.

Stadien der Entwickelung vom eben gelegten Ei bis zur reifen ausschlüpfenden Imago. Zwei der lebend mitgenommenen Mutterbienen unterwarf ich der mikroskopischen Untersuchung und konstatierte folgendes: Das Ovarium des einen Weibchens enthielt nur noch zwei kaum halb ausgebildete Eier, das des anderen noch ca. 12 in allen Stadien. Bei Beiden erwies sich das auffällig kleine Receptaculum seminis strotzend mit Spermatozoen gefüllt. Bei Pressung trat das Sperma in den sehr langen Ductus seminalis in Mengen über. Aus diesem Befund geht hervor, dass die Weibchen noch nicht beim Abschluss ihrer Legethätigkeit angelangt waren und zweifellos noch weiter gebaut hätten, obgleich die ersten Jungen bereits im Begriff waren, auszukriechen. Die Untersuchung der Nester fand statt am 7. August 1902 in Rothenstein bei Jena.

1) s. Sind die Bienen Reflexmaschinen? S. 74 (l. c.)

2) Es könnte hier der Einwurf gemacht werden, dass eine Bewachung der beschickten und verspundeten Zellen unnötig sei, da man bis jetzt keine Feinde kenne, welche in die abgeschlossenen Zellen von *Halictus quadricinctus* eindringen, Gefahr sei nur so lange vorhanden, als die Zellen noch offen seien. Hierauf ließe sich erwidern, dass unsere phylogenetischen Betrachtungen, nicht nur den momentanen Zustand in Betracht zu ziehen haben. Phylogenetisch ist es sehr wahrscheinlich, (da dieses Ueberleben der Mutterbiene eine biologische Bedeutung haben muss und das „Bebrüten", wie erwähnt, kaum in Frage kommen dürfte), dass sich eben ein Schmarotzertum, welches Gefahr für verschlossene Zellen bietet, nicht ausgebildet haben dürfte, eben weil dieses Ueberleben resp. die Bewachung sich schon frühzeitig entwickelte. Es dürfte überdies sehr schwierig zu entscheiden sein, ob nicht auch heute noch Feinde vorhanden wären, welche bei diesen *Halictus*-Arten in die geschlossenen Zellen dringen würden, falls sie längere Zeit unbewacht blieben, sehen wir doch auch z. B. bei *Chalicodoma*, dass der kleine *Monodontomerus* die Zellwand durchbohrt und seine Eier in die Larve oder Puppe ablegt.

Wie erwähnt, dürfte auch in den Kolonien höherer Bienen, auch wenn das Zusammenleben ein noch so langes ist, eine Einwirkung der Insektenmutter auf die Nachkommen ausgeschlossen sein. Wenigstens vermag ich, selbst wenn die vermutete Einwirkung wirklich stattfände, diese in phylogenetischer Hinsicht für unser Thema nicht zu verwerten. Ich kann mir das Aufsteigen zu hoch stehenden Kolonien aus Gründen dieser Art nicht vorstellen, da eine Vererbbarkeit von im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften nicht nachgewiesen ist. Wir haben in den Instinkten, wie schon angeführt, nicht vererbte Gewohnheiten zu erblicken, wie so vielfach angenommen wird, sondern durch Keimesvariationen erreichte Selektionsvorgänge[1]). Das wird besonders klar, wenn wir die Verhältnisse bei *Apis mellifica* ins Auge fassen, wo alle Lebensgewohnheiten des Volkes überhaupt nicht vererbt werden können, da die Arbeiterinnen — die alleinigen Träger dieser Lebensgewohnheiten — steril sind. Die Mutterbiene, die einzige, die etwas vererben kann, verbringt ihr ganzes Leben im dunklen Stockinnern ausschließlich mit Eierlegen beschäftigt. Und doch sehen wir einige Instinkte bei den Arbeitsbienen, die erst erworben sein dürften, nachdem die Sterilität eingetreten war. Diese können nicht anders entstanden sein, als durch Keimesvariation und durch Selektion der ganzen Völker; mit anderen Worten, die Vererbung kann nur durch die Königin erfolgt sein. Ich verweise auf die bekannten Weismann'schen Schriften, sowie auf einen kürzlich erschienenen interessanten Artikel Spengels[2]).

Parthenogenesis bei *Halictus*. Soweit bis jetzt ermittelt worden ist, haben wir bei manchen *Halictus*-Arten drei Generationen im Jahr. Die sogenannte Frühlingsgeneration besteht aus den überwinterten im Herbst befruchteten Weibchen. Seltsamer Weise schlüpfen nach mehrfacher Beobachtung bei einigen *Halictus*-Arten in der zweiten — der Sommergeneration — nur Weibchen aus und diese erzeugen dann parthenogenetisch die Herbstgeneration, die wiederum aus Männchen und Weibchen besteht[3]).

Wenn wir nun die folgenden durchaus wahrscheinlichen resp. möglichen Weiterentwickelungen annehmen, so gelangen wir schon bis zu den wirklichen Staatenbildungen.

Fortschritt zur ersten Kolonie. In besonders günstigen Gegenden entwickelte sich vielleicht eine Nestform ähnlich wie die bei *Halictus quadricinctus* zu großem Zellenreichtum, so dass viele Junge der rein weiblichen Sommergeneration, da sie

1) Weismann, Aug. Ueber die Vererbung. Jena 1883, p. 37.

2) Spengel, J. W. Was uns die Bienen über Vererbung lehren. „Deutsche Revue", März, 1902.

3) Fabre, H. Étude sur les moeurs et la parthénogenèse des Halictes. Ann. des sc. natur. 9. Série, T. 9, 1880.

keiner Befruchtung bedurften, sofort ihren Fütterinstinkten beim Anblick der noch offenen Zellen gehorchten und Nahrung herbeitrugen und so der Mutter zur Hand gingen, wenn ich mich so ausdrücken darf. Sie halfen nun naturgemäß nicht allein bei der Fütterung, sondern kamen auch ihren Bau- und Legeinstinkten nach, so dass jetzt in der That mehrere Weibchen an einem Nest thätig waren. Die erste Familie (Kolonie) war damit erreicht.

Auf dieser Stufe der Entwickelung dürfte die von Aurivillius in Ungarn beobachtete Kolonie von *Halictus longulus* Sm. stehen[1]). Er fand 10—20 Individuen (lauter Weibchen) in einem Nest vereinigt. Eines der Weibchen bewachte stets den Eingang, indem es mit seinem Körper resp. Kopf den engen Flugkanal vollkommen ausfüllte; mit der Pinzette entfernt, ersetzte sofort ein anderes Weibchen seine Stelle. Kam ein zur Kolonie gehöriges Weibchen angeflogen, so zog sich der Wächter schnell in den sich bald erweiternden Gang zurück, um die Passage frei zu geben und schloss alsdann aufs Neue den Eingang mit seinem Kopf. Belästigt, drehte es sich um und zeigte seinen Stachel. Nachdem Aurivillius einige Weibchen mit der Pinzette entfernt, verbarrikadierte ein Weibchen den Eingang von innen mit Erdpartikeln.

Leider nahm Aurivillius keine genaue Untersuchung vor, so dass wir nicht wissen, ob vielleicht nur ein gemeinsamer Flugkanal in Frage kommt und die Nester der verschiedenen Weibchen noch getrennt angelegt wurden oder ob hier schon ein wirklicher Familienbau vorliegt.

Denselben Zustand der Entwickelung wie diese *Halictus*-Kolonie zeigen uns im Grunde genommen auch die Hummelstaaten, sofern wir uns auf das Wesentliche beschränken. Wir haben auch dort ein befruchtetes Weibchen, welches noch solitär überwintert und mehrere resp. viele unbefruchtete Weibchen, die beim Nestbau, Füttern und Eierlegen helfen. Der Unterschied ist der, dass aus den Eiern der Hilfsweibchen nur Männchen entstehen können, während die Königin Männchen und Weibchen zu erzeugen vermag. Aber die Entwickelung ist von *Halictus* auch nicht zu den *Bombinae* fortgeschritten. Wir brauchen unter den Vorfahren der Hummeln nur eine Bienenart anzunehmen, bei der sich die Eigentümlichkeit ausgebildet hatte, dass aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entstanden, wie wir es heute noch bei den solitären Tenthrediniden (Blattwespen)[2]) sehen, ferner auch bei den *Vespiden* und sozialen *Apis*-Arten und höchst wahrscheinlich auch bei den *Melipo-*

---

1) Aurivillius, Chr. Ueber Zwischenformen zwischen Sozialen und Solitairen Bienen. Upsala 1896. Festkrift för Lilljeborg.

2) Litteratur s. Taschenberg, O. Histor. Entwickelung der Lehre v. d. Parthenogenesis. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, 17. Bd. 1892.

ninae (*Meliponen* und *Trigonen*). Wenn nun die zuerst ausschlüpfenden Weibchen, wie geschildert, der Mutter halfen und zur Eiablage schritten, so blieben sie unbefruchtet, da die Brunst nicht eintrat. Diese Annahme steht auf guten Füßen, denn wir sehen bei *Apis mellifica*, wenn die Königin z. B. durch widriges Wetter am Hochzeitsflug verhindert, schließlich zum Eierlegen schreitet, die Brunst bei ihr vergehen und nie wiederkehren[1]). Eine solche Königin legt zeitlebens Eier aus denen natürlich nur Drohnen entstehen.

Hier hätten wir also einen zweiten Modus, der möglicherweise zur Koloniebildung hinübergeführt hat und bei dem wir der Parthenogenesis wie bei *Halictus* entraten können. Mir ist sehr wohl bekannt, dass Pérez[2]) die Jungfernzeugung bei *Halictus* bestreitet, aber die von ihm vorgebrachten Beweise, brauchen nicht für alle Gegenden zuzutreffen. Wir sehen Tiere und Pflanzen (z. B. *Artemia salina* und *Chara crinita*), sich stellenweise durch Befruchtung fortpflanzen, in anderen Bezirken aber rein parthenogenetisch. Ueberdies unterstützen die Friese'schen Beobachtungen die Annahme einer unbefruchteten Fortpflanzung bei *Halictus* in der Sommergeneration.

Es hat keinen Zweck sich in Hypothesen zu erschöpfen, auf welchem Wege der Uebergang von den Solitären zu den Sozialen stattgefunden haben mag. Es ließe sich da noch Verschiedenes anführen, aber es dürfte genügen, zwei gangbare Wege gezeigt zu haben, welche diese getrennten Gebiete verbinden, mit dem Bestreben den Boden der Thatsachen so wenig wie möglich zu verlassen. Eines scheint mir ziemlich sicher zu sein, dass in der That die geforderten günstigeren Ortsverhältnisse in Bezug auf Klima und Nahrung den Anstoß zur Koloniebildung gegeben haben dürften. Ist diese Voraussetzung richtig, so müssen auch heute noch soziale Apiden unter ungünstigen Verhältnissen wieder zur solitären Lebensweise zurückkehren. Wir haben da eine sehr interessante wenig bekannte Thatsache in dieser Hinsicht zu verzeichnen. Nach den 20jährigen Beobachtungen von Sparre Schneider, Custos des Museums in Tromsö, kehren einzelne Hummeln im arktischen Gebiet wieder zur solitären Lebensweise zurück. So hat Schneider z. B. von *Bombus kirbyellus* Curt. in dem gedachten Zeitraum niemals Arbeiterinnen gefunden und von *B. hyperboreus* Dlb. ganz außerordentlich selten[3]). Hier scheinen also die ungünstigen Bedingungen des arktischen Sommers nur die solitäre

1) Diese Erscheinung zeigt sich in gleicher Weise bei allen anderen Insekten, die ohne begattet zu sein, in die Eiablage eintreten.

2) Pérez, J. Sur la prétendue Parthénogenèse des Halictes, Bordeaux, 1895.

3) Friese, H. Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluss der Tenthrediniden. Fauna arctica. 2. Bd., Jena 1902. Mit farb. Tafel.

Biologischer Stammbaum.

Apidae.

Apinae
(Honigbienen)
(*Apis mellifica*
„ *indica*
„ *sinensis*
„ *florea*
„ *dorsata*)

Meliponinae
(Stachellose Bienen)
(*Meliponae* und *Trigonae*)
ca. 170 Arten.

Bombinae
(Hummeln)
W. überwintert noch isoliert;
Volksbildung im Frühling;
zu grunde gehen des Volkes im Herbst.
ca. 200 Arten.

Weibchen (altes) und parthenogenetisch sich fortpflanzende junge Weibchen arbeiten zusammen im alten Nest. Anfang der Staatenbildung.

(?)

Weibchen sieht Brut ausschlüpfen. Bewachung des Nestes. Zellenanlage wabenähnlich.

(*Halictus quadricinctus*)

Weibchen sieht Brut ausschlüpfen. Bewachung des Nestes.

(*Halictus sexcinctus*)

Weibchen 2 und mehr ein Flugloch gemeinsam benutzend.

(*Panurgus*, *Halictus*, *Osmia*, *Eucera* etc.)

Weibchen oder Weibchen und Männchen gesellig überwinternd.

(*Halictus*, *Ceratina*, *Xylocopa*)

Weibchen — mehrere unabhängig von einander — Einzelnester in Kolonienanlegend.

(*Andrena*, *Anthophora*, *Chalicodoma*, *Osmia* etc.)

Weibchen Einzelnest isoliert bauend.

(*Prosopis*, *Ceratina*, *Xylocopa*, *Osmia papaveris* etc.)

Weibchen stirbt bevor die Brut erscheint.

Lebensweise zu ermöglichen. Ein vorzügliches Beispiel der Anpassung [1])!

Nach der anderen Seite ist zu erwarten, dass in südlichen Gegenden die Hummelkolonien nicht wie bei uns regelmäßig im Herbst zu Grunde gehen, so dass nur die jungen im Herbst befruchteten Königinnen sich einsam durch den Winter retten, sondern dass dort wohl gelegentlich ein Ueberwintern ganzer Völker statthat. In der That finden wir z. B. auf Corsika, auf den Balearen u. s. w. schon im Frühjahr Männchen z. B. von *Bombus xanthopus* Kriechb., *B. terrestris* L. etc., während sie bei uns erst gegen den Herbst zu auftreten. Ob dieses aber ein genügender Beweis für die Ueberwinterung des Volkes ist, mag mit Recht bezweifelt werden. Sehr wahrscheinlich geht aber — angenommen es fände eine Ueberwinterung statt — nicht die alte Königin noch einmal durch den Winter. Es handelt sich bei solchen Völkern wohl zweifellos um eine befruchtete junge Königin, die infolge des günstigen Klimas sofort zur Gründung einer Kolonie schreitet und solche mit durch den Winter nimmt [2]). Auch Hoffer ist der Ansicht, dass sogar bei uns hin und wieder junge Königinnen noch im Herbst zur Volksbildung schreiten mögen. Ob ein solches Volk aber bei uns überwintert, erscheint sehr fraglich.

Biologische Uebergänge. Bevor wir in unseren Betrachtungen fortfahren, sei der besseren Uebersicht wegen in nebenstehender Tabelle eine nach biologischen Merkmalen angeordnete aufsteigende Reihe festgelegt, welche einen Teil der bis jetzt beobachteten Uebergänge zeigt bis hinauf zu den *Bombinae* (Hummeln), *Meliponinae* (Stachellose Bienen-*Meliponen* und *Trigonen*) und *Apis*-Arten (Honigbienen).

Die sozialen Apiden.

> „Die höchste Organisation thut sich in zwei Momenten kund, in der mannigfaltigsten morphologischen Gliederung und in der am weitesten durchgeführten Teilung der Arbeit."
>
> Nägeli (Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865).

Die Hummeln — ein wichtiges Uebergangsglied. Der Bau des Hummelnestes (Fig. 11 u. 12) erinnert noch sehr an die primi-

1) Ueberaus interessant und ein Beweis der Arbeitsamkeit ist es, dass die Hummeln in diesen hohen Breiten, z. B. in der Finnmark und in Lappland „während der hellen Sommernächte, in denen doch die übrigen Tagesinsekten ruhen, mit ihrer Arbeit ununterbrochen fortfahren". Friese nach Wahlberg in Fauna arctica l. c.

2) Ueber die korsischen Hymenopteren, deren Biologie vieles phyletisch Interessante bietet, finden sich in der Buchhandelausgabe dieser Abhandlung eingehendere Mitteilungen.

tiven Bauten der Solitären. Die wirr und unregelmäßig über- und neben einander gelagerten Kokons entfernen sich nicht viel hinsichtlich ihrer Anordnung von denen der *Osmia emarginata* (Fig. 8 S. 23). Auch verwenden die Hummeln wie die Solitären mancherlei organische Bestandteile zum Bauen, wie z. B. Moos, Gras, Blätter, Holzteile u. s. w. Einem neuen Materiale begegnen wir hier aber erstmalig, und zwar dem selbstbereiteten Wachse und fortan bei allen sozialen Apiden. Dennoch hat diese Wachsbereitung mit der Staatenbildung in keiner Weise etwas zu schaffen, wie uns ein

Fig. 11.



Nest von ***Bombus distinguendus*** Mor. Arbeiterinnen und junge Königinnen auf den Kokons. Die stets mehrere Kokons umschließenden Zellen bereits abgetragen (ca. $^{3}/_{4}$ nat. Größe).

Streiflicht auf die sozialen Vespiden zeigt, die des selbstbereiteten Wachses nicht bedürfen. Die Hummeln verwenden das Wachs aber niemals rein, sondern mischen es stets mit Pollen und mit Harzen [1]).

Die Wachserzeugungsverhältnisse bei den Hummeln bedürfen der Klarlegung. Drei ausgezeichnete Beobachter wie Huber [2]),

1) Auch solitäre Bienen, z. B. ***Trachusa, Euglossa*** verwenden harzartige Stoffe zum Nestbau. Ueber das Wachsausschwitzen (?) solitärer Bienen findet sich in der Buchhandelausgabe dieser Abhandlung Eingehenderes.

2) Huber, P., Observations sur plusieurs genres de Bourdons (Bombinatrices de Linné), Transact. of the Linnean Society, 6 Vol. p. 214—298, London 1801.

Hoffer[1]) und Schmiedeknecht[2]) geben an, dass die Hummeln wie die Honigbienen das Wachs am Bauche zwischen den vier mittleren Segmenten ausschwitzen. Marshall[3]) erwähnt neuerdings, dass die Hummeln keine besonderen wachserzeugenden Organe besäßen, sondern das Wachs auf der ganzen Unterseite des Hinterleibes ausschwitzen und es dann mit ihren bürstenartig behaarten Füßen zusammenkehren. Ich brauche wohl nur darauf hinzuweisen, dass diese durch keinerlei Beweise gestützte Auffassung erstens den Befunden der Hummelforscher widerspricht und zweitens eine histologische Unmöglichkeit ist. Hoffer hat den Weibchen mit einer feinen Skalpellspitze die Wachslamellen zwischen den Bauchsegmenten entfernt. In der That schwitzen die Hummeln das Wachs zwischen den Bauchsegmenten heraus. Es ist aber den erwähnten Hummelforschern entgangen, dass wenigstens zu Zeiten der stärksten Sekretion die Hauptmasse des Wachses auf dem Rücken (natürlich nur zwischen den Segmenten) ausgeschwitzt wird[4]). Mit den Meliponinen ist es ähnlich. Auch diese schwitzen das Wachs anders aus als nach mehrfacher Annahme nämlich nur auf dem Rücken. Weiteres hierüber späterhin. Eine histologische Untersuchung der wachserzeugenden Organe der Hummeln ist von mir bereits vorbereitet.

Brutpflege bei den Hummeln. Wie bereits früher erwähnt, hat man als einen gewaltigen Fortschritt und als wesentliches Bedingnis zur Staatenbildung sehr häufig die ausgedehnte Brutpflege betrachtet, wie wir sie der bisherigen Meinung nach bei allen sozialen Hymenopteren antreffen[5]). Bei diesen wird das Ei in die leere Zelle gelegt und die ausschlüpfende Larve bis zur Verpuppung von der Mutter resp. von den Arbeiterinnen gefüttert. Es ist also ein fast ständiger Kontakt zwischen Mutter und Kind vorhanden und ich führte schon früher aus, dass man in dieses Moment anthropomorphe Gefühle hineintrug: Mutterliebe u. s. w. Meines Er-

1) Hoffer, Ed., Die Hummeln Steiermarks. 32. Jahresber. d steierm. Landesoberrealschule in Graz, 1882.

2) Schmiedeknecht, Otto, Monographie der in Thüringen vorkommenden Art. d. Hym.-Gatt. *Bombus*. Jenaische Zeitschrift für Naturw., 12. Bd., 1877.

3) Marshall, William, Die stachellosen Bienen Südamerikas. Leipzig. Bienen-Zeitung, Heft 9, 1898.

4) Auf dem Zoologen-Kongress in Gießen ließ ich einige Hummeln aus der Friese'schen Sammlung kursieren, bei denen die Wachslamellen auf dem Rücken und am Bauche mit großer Deutlichkeit zu sehen waren. Bei einem *B. derhamellus* K. in meiner Sammlung zeigt sich dasselbe.

5) So hält Espinas (l. c.) die Mutterliebe für die „Grundlage der Soziologie". Darwin äußert sich in dieser Beziehung vorsichtiger (Abstammung des Menschen, übers. v. Carus, 2. Aufl.): „In Bezug auf den Ursprung der elterlichen und kindlichen Zuneigung, welche, wie es scheint, den sozialen Neigungen zu Grunde liegt, zu spekulieren, ist hoffnungslos; wir können aber annehmen, dass sie zum großen Teil durch natürliche Zuchtwahl erlangt worden sind."

achtens hat diese Art Brutpflege, wie schon erwähnt, mit der Staatenbildung nichts zu thun gehabt und auch zu einem engeren Zusammenschluss absolut nichts beigetragen. Die Bienenbabies sind eben mit den Menschenbabies nicht zu vergleichen. In der That sehen wir bei den Meliponen und Trigonen eine höchst komplizierte Staatenbildung ohne Brutfütterung. Diese Apiden versorgen die Brutzellen noch genau in derselben Weise wie alle solitären Apiden, indem erst die Zelle mit Honig und Blütenstaub gefüllt und das Ei dann auf diesen Futterbrei gelegt wird. Die Zelle wird darauf geschlossen und das Junge sich selbst überlassen.

Andererseits bemerken wir bei solitären Wespen ein andauerndes Füttern der Jungen bis zum Stadium der Verpuppung z. B. bei *Cerceris* (Friese) und *Bembex rostrata* (Bartram, Fabre, Ashmead, Wesenberg, Bouvier etc.), *Bembex spinulae* (Peckham), ferner bei *Lyroda subita* (Peckham), *Monedula punctata* (Peckham), *Sphex* (Bartram), *Mellinus* (Taschenberg), *Crabro quadrimaculatus* (Verhoeff), *Crabro cephalotes* (P. Marchal) etc. (siehe Litteraturverzeichnis).

Anlage der ersten Zelle. Auch hinsichtlich der Brutpflege sehen wir nun bei den Hummeln ein überaus interessantes Uebergangsstadium. Die Anlage der ersten Zelle im Frühling bei der Gründung der Kolonie ist eine sehr primitive und deutet meines Erachtens auch auf phyletisch frühere Zeiten hin. Die Königin bestreicht den Erdboden mit etwas Wachs und bringt auf diesen Wachsfleck Pollen mit Honig gemischt und legt darauf ein Ei[1]). Hoffer[2]) bemerkte am 29. Mai im Zuchtkasten ein *Lapidarius*-Weibchen eifrigst Moosteilchen mit den Füßen zusammenscharrend und sie um einen von dem Weibchen mit Wachs bestrichenen Fleck reihend. Nachdem das Weibchen eifrigst Honig und beide Körbchen voll Pollen gesammelt hatte, wurde eine ringförmige Zelle von 7 mm Durchmesser und 6 mm Höhe um den Wachsfleck aufgebaut. „Nun brachte das fleißige Tierchen eine Ladung Pollen nach der anderen und strich ihn in die Ringzelle, sodann legte es Eier in dieselbe, that Pollen darauf, legte neue Eier, und als die gehörige Zahl gelegt war, begann es die Zelle mit Wachs zu schließen.“

Es geht aus dieser Darstellung nicht klar hervor, ob das Weibchen die erste Pollenladung auf den Wachsfleck deponierte und dann den Ringwall begann oder ob der Ringwall angelegt

1) Herr Seminaroberlehrer Wegener, Oldenburg i. Gr. — ein durchaus zuverlässiger Beobachter — berichtet mir, mehrere Hummelnester im Frühling in diesem Zustande gefunden zu haben; auf dem Pollen bereits eine kleine Larve ohne Vorhandensein einer wirklichen Zelle.

2) Hoffer, Eduard, Die Hummeln Steiermarks. 32. Jahresber. der steiermärk. Landesoberrealschule in Graz. 1882. Anhang I.

und darauf erst der Pollen abgeladen wurde. Jedenfalls ist es sehr interessant, dass auch hier die Nahrung eingesammelt wird, ehe eine Zelle vorhanden ist. Im ganzen kann man sagen, dass hier noch die uralte äußerliche Reihenfolge: Nahrung, Ei, Zelle in die Erscheinung tritt, während bei den höchststehenden Apiden heutzutage stets die umgekehrte Reihenfolge zu beobachten ist: Zelle, Ei, Nahrung.

Ist die Zelle geschlossen, so führt das Weibchen daneben weitere Zellen auf. Bis hierher ist also ein Unterschied mit den Solitären überhaupt nicht vorhanden. Nun aber tritt ein Neues ein. Das Weibchen öffnet nach einer Reihe von Tagen die erste Zelle wieder ein wenig, bringt den jungen Larven aufs neue Futter und schließt den Behälter dann wieder. Dieses wird unter Umständen mehrfach wiederholt. Hier haben wir also neben der alten von den Vorfahren überkommenen Fütterungsweise den Uebergang zu einer neuen, die schließlich in derselben Kolonie im Laufe des Sommers zur alleinigen wird. Wächst nämlich das Volk stark heran, so tritt Arbeitsteilung ein, die Königin beschränkt sich fast nur noch auf die Eierlage und fliegt gar nicht mehr aus[1]). Die kleinen Weibchen, die sogenannten Arbeiterinnen, dagegen übernehmen das Bauen, das Füttern und das Einsammeln der Nahrungsmittel, die jetzt durch die vermehrte Anzahl der Kräfte so reichlich zufließen, dass ein Deponieren von Vorrat im voraus in die Brutzellen nicht mehr von nöten ist. Ein Mangel kann nicht mehr eintreten. So beobachten wir denn, dass in die Zellen, aus denen in der Höhe des Sommers, in der Vollkraft des Volkes, die Männchen und vollkommen ausgebildeten Weibchen entstehen, kein Vorrat mehr im voraus hineingethan wird. Die Eier werden in die leeren Zellen gelegt und es tritt nun fortdauernde Fütterung ein.

Das biogenetische Grundgesetz zeigt sich hier also auch im Leben der Gesamtkolonie im Turnus eines Jahres. Also ein so prächtiger Uebergang, wie man ihn sich nur wünschen kann!

Man beachte diesen phylogenetischen Uebergang auch im ganzen biologischen Verhalten der Königin. Zuerst Allesschafferin wie irgend eine Solitäre, schließlich nur noch Eierlegerin wie die Königin der *Apis mellifica!*

Der Kreislauf eines Jahres enthüllt uns hier noch immer aufs neue den Werdegang ungezählter Jahrtausende!

Wie entstehen die kleinen Hilfsweibchen bei den Hummeln? Sahen wir also, dass sich das Leben von *Bombus* vom Herbst, wo die Königin sich allein dem Winterschlaf über-

1) Wohl habe ich im Juli und August noch „abgeflogene" Königinnen sammelnd angetroffen. Ich bin aber der Ueberzeugung, dass diese Königinnen aus sehr schwachen Völkern stammen und wenige Arbeiterinnen zur Hilfe haben.

giebt, bis zur Anlage der ersten Zellen Ende Februar oder im März — also während eines vollen halben Jahres — in nichts von dem Leben einer solitären Biene unterscheidet, so tritt mit den kleinen Hilfsweibchen, den sogenannten Arbeiterinnen, eine phyletisch wichtige Veränderung ein. Ich versuchte schon, eine Erklärung für das Entstehen solcher Hilfsweibchen bei *Halictus* zu geben; dort handelte es sich jedoch um gleich große Weibchen, hier sind dieselben kleiner, oft ganz wesentlich kleiner als die Königinnen. Dieser Größenunterschied dürfte aber allein auf mangelhafte Ernährung zurückzuführen sein. Bedenkt man, dass die Königin im Frühling den Nestbau zu erledigen und Futter für zahlreiche Junge einzusammeln hat, so ist es erklärlich, dass Schmalhans oft Küchenmeister sein muss, zumal bei schlechtem Wetter. Es kommt hinzu, dass wir bei den Hummeln eine besondere Art der Eiablage finden, die, soviel ich weiß, einzig bei den Hymenopteren dasteht. Die Königin legt nämlich stets mehrere Eier, und zwar 3—4, oft bis 7, ausnahmsweise bis zu 24 Stück in eine Zelle[1]), die sich freilich nicht alle entwickeln. Immerhin müssen mehrere Larven neben einander sich in den oft kärglichen Futterbrei teilen, und es mögen diese Verhältnisse die Ursache sein, dass wir speziell bei den Hummeln so erstaunliche Größenunterschiede innerhalb der Arbeiterklasse finden[2]).

Wachsen die Larven heran, so wird die Zelle bald zu klein, die entstehenden Risse werden von der Königin ausgebessert. So vergrößert sich die Zelle allmählich. Haben sich die Larven in ihren Kokon eingesponnen, wird die Zelle von den Hilfsweibchen resp. von der Königin wieder abgetragen. So kommt es, dass man meistens in Hummelnestern gar keine Zellen, sondern nur die Kokons sieht, wie sie Fig. 11 u. 12 darstellen. In den leeren Kokons wird später häufig Honig aufgespeichert. Es ist jedoch beobachtet (Friese, Hoffer), dass die Königin auch besondere große „Honigtöpfe" baut[3]). Selten hat ein Hummelnest mehr als 3—400 Individuen. Gewisse Arten bleiben weit darunter.

Unterschiede zwischen Hummel- und Bienenarbeiterinnen. Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass zwischen den sogenannten Hummel-(und auch Wespen-)arbeiterinnen und den Arbeiterinnen bei *Apis mellifica* ein Grundunterschied besteht, der sehr häufig nicht beachtet wird[4]). Die „Arbeiterinnen" der erst-

1) S. Hoffer, l. c.

2) Auf dem Zoologen-Kongress in Gießen wurden vom Verfasser große und kleine Arbeiter vorgezeigt. Die kleinen waren kaum so groß wie die Hälfte des Thorax der großen.

3) S. a. Höppner, Hans, Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. Allg. Zeitschr. f. Entom., Nr. 16, 7. Bd., Neudamm 1902.

4) S. z. B. Nussbaum, M., Zur Parthenogenese b. d. Schmetterlingen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., 53. Bd., 1898, p. 455.

genannten Staaten sind anatomisch und morphologisch vollkommene Weibchen, die sich im Durchschnitt nur durch ihre geringere Größe von der Königin unterscheiden. Dieser Größenunterschied wird, wie erwähnt, durch mangelhafte Ernährung bewirkt. Alle Organe sind dieselben wie bei der Königin, aber verkümmert. Bei den *Apis*-Arbeiterinnen dagegen sind besonders die Geschlechtsorgane nicht verkümmert, sondern rudimentär; es fehlen ihnen weiter nicht nur Organteile, sondern sie besitzen auch Organe in besonders starker Ausbildung, die bei der Königin wiederum nur rudimentär resp. garnicht vorhanden sind, wie z. B. die Organe der Wachserzeugung, den Sammelapparat, die besonders kräftige Ausbildung der Speicheldrüsen, dann ist der Rüssel bedeutend länger, der Stachel ist anders geformt u. s. w.

Es sind dies Unterschiede, die nicht einfach auf eine schlechte Ernährung zurückgeführt werden können. Wir müssen hier mit Weismann annehmen, dass im Bienenei dreierlei Anlagen vorhanden sind, die durch besondere Einflüsse ausgelöst werden, während im Hummel-(resp. Wespen-)ei nur zweierlei Anlagen vorhanden zu sein brauchen.

Bei den Hummeln werden viele der sogenannten „Arbeiterinnen" bei reichlicher Ernährung in Größe dem Mutterweibchen vollkommen gleich und sind in keiner Weise von diesem zu unterscheiden; es sind dann eben nur unbefruchtete vollkommene Weibchen mit allen Instinkten der Königin. Diese treten gegen Ende Sommer auf. Größenübergänge von den kleinsten Arbeitern bis zu den größten (den jungen Königinnen) finden sich in jedem Hummelstaat. Es ist hier also thatsächlich — nach meiner Anschauung — nur eine Frage der Ernährung vorhanden.

Es kann z. B. bei Kennern Streit darüber entstehen, ob man eine große Hummelarbeiterin oder eine kleine Königin vor sich hat, falls der Fangzeitpunkt (Frühling oder Herbst) verheimlicht wird. Bei der *Apis mellifica* wäre so etwas unmöglich. So ähnlich die Instinkte zwischen den Arbeitern und Königinnen bei den Hummeln (resp. Wespen), so grundverschieden sind diese bei der Honigbiene. Man bedenke nur, dass die Bienenkönigin ihr ganzes Leben nichts weiteres ist und sein kann als Eierlegemaschine.

Es erscheint daher ziemlich unverständlich, dass man so häufig diese so vollkommen verschiedenen Hilfsweibchen einfach unter dem Titel „Arbeiterinnen" als gleichartig vereinigte. Siebold's[1]) und Leuckart's[2]) Untersuchungen haben die anatomischen Unterschiede mit Sicherheit festgelegt.

1) v. Siebold, C. Th. E., Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

2) Leuckart, R., Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt 1858.

Durch die im Hummelstaat nur wenig vorgeschrittene Arbeitsteilung stellt er sich uns als niedrigster Typus der eigentlichen Staatenbildungen bei den Apiden dar. Wir finden hier auch noch keine Schwarmbildung wie bei den höher stehenden Bienen und auch noch nicht die regelmäßige so oft bewunderte Anordnung der Zellen in Waben u. s. w.

Die sozialen Instinkte sind bei den Hummeln schon erweitert. Fälle von gegenseitiger Hilfeleistung bei der Arbeit sind nach Hoffer mehrfach beobachtet[1]). Wenn wir hier auch durchaus kein Zweckbewusstsein annehmen dürfen, so weisen Handlungen dieser Art doch schon auf eine weitere Ausgestaltung des instinktiven Vermögens hin.

Vor mir auf dem Schreibtische steht in einer Zigarrenkiste ein noch ca. 150 Kokons enthaltendes Nest des prächtigen *Bombus distinguendus* Mor. Außer drei jungen Königinnen ist kein Insasse mehr vorhanden. Diese finden sich merkwürdigerweise stets dicht bei einander auf einzelnen Kokons „brütend“ und zwar stets auf solchen, deren Insassen unmittelbar vor dem Ausschlüpfen sind, die also einer wirklichen „Bebrütung“ nicht mehr bedürfen. Es geht hier auch, meiner Ansicht nach, keine Bebrütung vor sich, wie oft angenommen wird. Ein seltsamer sozialer Instinkt bannt diese Tiere gerade auf diese reifen Kokons, und wahrscheinlich, sowie im Innern die ersten Versuche gemacht werden, die Wand zu durchnagen, wird auch von außen Hand angelegt und man sieht dann die Tiere eifrig beschäftigt, die Wachsschicht zu entfernen und das Gespinnst abzubeißen, damit die Kollegin im Innern leichter an das Tageslicht gelangt[2]). Mit Staunen sieht der Beobachter dieser nur auf dem Boden der Sozietät entsprungenen Instinktsäußerung zu, einer Geburtshilfe, wie sie wahrscheinlich alle sozialen Apiden aufweisen, jedenfalls ist sie bei *Apis mellifica*, wie auch bei sozialen *Vespiden,* in ausgesprochenem Maße vorhanden.

Das sogenannte Bebrüten der Zellen. Hoffer teilt ausführliches hierüber mit und erwähnt, dass sich die Hummeln hin und wieder sogar platt auf den Zellen ausstrecken und den Kopf andrücken, um die Zellen besser erwärmen zu können. Ich glaube, dass hier eine irrtümliche Ansicht obwaltet, denn von einer Bebrütung kann infolge der geringen Eigenwärme der Hummeln wohl kaum die Rede sein. Die Hummeln profitieren umgekehrt von der aus den Brutzellen strömenden Wärme, die infolge des

---

1) S. a. Schuckard, W. E., British Bees: an Introduction to the study of the natural history and economy of the bees indigenous to the British isles. London 1866.

2) Schmiedeknecht, Otto, Monographie etc. l. c. p. 321 giebt an, dass das Weibchen nur die Wachsdecke vom Kokon abnagt. Nach meinen Beobachtungen wird auch das Gespinnst im Moment des Ausschlüpfens von der Geburtshelferin energisch zerbissen.

sehr kräftigen Stoffwechsels, der starken chemischen Umsätze in den Körpern der Larven eine relativ beträchtliche sein dürfte. So beträgt z. B. in einem Volk der Honigbiene die Wärme während der Brutperiode ca. 32° C., und selbst, wenn man die Bienen entfernt und die Wärme, die von den larvenbesetzten Waben erzeugt wird, misst, ist sie nur um wenige Grade geringer. Immerhin hat die Bedeckung der Zellen durch die Hummeln dennoch einen Wert für die Brut, da die entströmende Wärme mehr zurückgehalten wird. Die Hummeln folgen meiner Ansicht aber nur dem Reiz des Angenehmen. Das Belagern der reifen Kokons, die selbst keine erhöhte Wärme mehr aussenden, beruht, wie zu erklären versucht wurde, auf anderen Gründen.

Der „Trompeter" bei den Hummeln. Zu erwähnen ist aus dem Gesellschaftsleben der Hummeln noch einer eigentümlichen Erscheinung, ich meine den vielfach genannten und mit so großer Liebe als ein wunderbares Erzeugnis der Staatenbildung herangezogenen Trompeter — eine große Arbeiterin —, die sich früh morgens zwischen $^1/_2$4 und 4 Uhr auf das Dach des Nestes begiebt und dort wohl 30—60 Minuten unter lebhaftem Flügelschlagen ein andauerndes Konzert anstimmt. Tüchtige und zuverlässige Beobachter, wie z. B. Hoffer, haben diese Angabe außer Zweifel gestellt[1]).

Welche biologische Veranlassung für diesen vermeintlichen Wecker zur Arbeit vorhanden ist, erscheint völlig rätselhaft. Wird der Trompeter entfernt, so tritt ein anderer großer Arbeiter an seine Stelle.

Wenn es gestattet ist, Analogieschlüsse von *Apis mellifica* auf *Bombus* zu machen, so möchte ich diese anscheinend so rätselhafte Erscheinung, wie folgt, zu deuten versuchen. Diese Deutung, so scheint mir, ist in biologischer Hinsicht die einzige, die in Betracht kommen kann, und wahrscheinlich trifft sie die Wahrheit.

Hoffer schildert den Trompeter als ständig fast eine Stunde lang schnell mit den Flügeln schlagend und dabei einen eigentümlichen summenden Ton hören lassend. Eine ähnliche Erscheinung finden wir bei der Honigbiene und zwar dann, wenn der Stock ventiliert werden soll, sei es um den Nectar in den Zellen zu kondensieren (ein starkes Volk fächelt so in einer Nacht nach einem reichen Trachttage über 1 $^1/_2$ Kilo und mehr Feuchtigkeit zum Flugloch hinaus) oder aber um etwaige starke Hitze zu mindern, sowie um schlechte Gerüche zu vertreiben[2]). In diesen Fällen

1) Nach Hoffer berichtet Gödard (De insectis in methodum etc.... 1685) erstmalig über den Trompeter. Hoffer hat diesen Vorgang unter Hinzuziehung von Zeugen mehrfach beobachtet. Seine Beobachtungen werden bestätigt von dem Hummelkenner Professor Kristof, ferner von Firtsch (s. Hummeln Steiermarks l. c.).

2) Schon François Huber macht auf das Ventilieren der Bienen aufmerksam in seinen „Nouvelles observations sur les abeilles" 1814. Deutsch von Kleine, Einbeck 1856.

stehen dann einzelne oder viele Bienen hinter einander am Flugloch mit den Flügeln rastlos schlagend und eine wirft die Luft der andern zu, dabei lassen sie einen eigentümlich summenden Ton hören, der eben durch das Flügelschlagen erzeugt wird[1]). Bei der

Fig. 12.



Unterirdisches Nest der Steinhummel (*Bombus lapidarius* L.) von einer Wachshülle umgeben, welche zur Freilegung des Inneren teilweise entfernt wurde. Links auf den Kokons die Königin, rechts eine Arbeiterin. Original im Bremer Museum für Naturkunde ($^{1}/_{1}$ nat. Größe).

Honigbiene finden wir das Ventilieren meist nur gegen Mittag und von Abends bis spät in die Nacht hinein je nach Wärme und Tracht.

Bei den Hummeln liegen nun folgende Verhältnisse vor.

1) Entfernt man eine Biene aus der Reihe der Fächler, so merken die Bienen bald, dass der Zwischenraum zu groß geworden ist und die Luftwelle nicht richtig aufgefangen werden kann. Unverzüglich schließen sie sich dann wieder in der richtigen Distanz an einander.

Nur sehr starke Völker haben nach Hoffer's Ansicht einen „Trompeter". Es ist nun wahrscheinlich, dass über Nacht die Luft in dem verhältnismäßig sehr kleinen Erdloch oder „dicht"[1]) schließenden Beobachtungskistchen unter den deckenden Wachshüllen, die von manchen Arten angefertigt werden (Fig. 12), eine schlechte werden wird, zumal die Hummeln ihre Faeces im Neste abgeben und nicht unwahrscheinlich morgens früh nach der Ruhe[2]). Es kommt hinzu, dass die Erdfeuchtigkeit sich über Nacht allzusehr steigern mag oder die Verdunstungsfeuchtigkeit des sehr flüssigen Hummelhonigs einen Niederschlag verursacht. Eine Hummel genügt dann früh morgens um mit ihren relativ mächtigen Flügeln einen genügenden Ventilationsstrom zu erzeugen. In Harmonie mit dieser Auffassung steht, dass wie erwähnt, nur starke Völker des Ventilators bedürfen, ferner, dass das vermeintliche Morgenkonzert stets sehr lange dauert, fast bis zur „Erschöpfung" des Trompeters und das Dach des Nestes nach Hoffer eine Reihe „Ventilationslöcher" besitzt, woraus hervorgeht, dass eine Ventilation den Hummeln eine Notwendigkeit ist, denn sonst würden sie nicht für solche Luftkanäle sorgen; weiterhin weist das Verharren des Trompeters auf dem „Dache" in der Nähe der Ventilationslöcher auf eine Beziehung zu diesen hin und ferner zeigen, soweit bis jetzt bekannt, nur unterirdisch bauende Hummeln diesen Vorgang, also Völker, die sicherlich auf eine Ventilation angewiesen sind und schließlich muss eine biologische Notwendigkeit für diesen Vorgang vorhanden sein. Das laute Summen kann ernstlich wohl nicht in Frage kommen, es bleibt nur das rastlose Flügelschlagen. Ich glaube, dass uns auch hier die leidige anthropomorphistische Auffassung wieder einen Streich gespielt hat. Es ist ja freilich etwas Rührendes, wenn sich Hummeln einen Trompeter halten. Dass man den Trompeter bis jetzt nur früh morgens hörte, liegt vielleicht daran, dass tagsüber bei dem starken Aus und Ein der Hummeln eine Ventilation nicht notwendig ist oder, dass man bei dem stärkeren Summen der eifrig beschäftigten Kolonie den Ventilationston, der auch bei der Honigbiene ein eigenartiger ist, überhörte. Auch liegen tagsüber die Bedingungen im ganzen vollkommen anders.

Hoffer meint oberirdisch bauende Völker bedürften anscheinend eines solchen Weckers nicht, da man bei diesen nie einen anträfe. Die Sache dürfte so liegen, dass solche Völker, da sie fortdauernd vom frischen Luftstrom umspült werden, eben keiner Ventilation bedürfen. Dass thatsächlich ein „Wecken" nicht in Frage kommen kann, geht auch schon daraus hervor, dass die Hummelkolonie

1) S. die Hoffer'schen Angaben in „Hummeln Steiermarks" l. c.
2) Bei *Apis mellifica* finden sich die Faeces nicht im Stocke.

sich nach Hoffer's Beobachtung einmal schon in Thätigkeit zeigte, als der musikalische Wecker seine eindringliche Mahnung noch garnicht hatte ertönen lassen. Trotzdem blies der Trompeter seine volle Zeit. Nun ich brauche auf diese jedenfalls unrichtige Vorstellung nicht weiter einzugehen. Der die Gerüche vertreibende Ventilator ist allerdings weniger poetisch als ein Minaretrufer.

Zwischen den Hummeln und den *Meliponinae* giebt es keine engere verwandtschaftliche Beziehung. Sie stehen sich sehr ferne und doch bildet die Staatenbildung der *Meliponen* und *Trigonen* eine biologisch äußerst wichtige Stufe zwischen den *Bombinae* und den *Apis*-Arten. Während wir die eine Art der stachellosen Bienen die *Meliponen* nur im tropischen Amerika finden, begegnen wir den *Trigonen* auch in den Wendekreisen der alten Welt bis nach Australien und den ozeanischen Inseln[1]). Es sind bis jetzt nach der Angabe von Friese ungefähr 170 sichere Arten bekannt, deren Zahl sich aber noch ständig mehrt. Die Größe dieser Stachellosen ist eine sehr wechselnde. Es giebt einige Arten, die hierin die Honigbiene übertreffen, die meisten sind aber wesentlich kleiner und die kleinste, die *Trigona Duckei* Friese hat nur die Länge von 2 mm[2]). Sie ist bis jetzt fast nur in den Augen der Menschen gefangen worden, wohin sie wahrscheinlich wegen der Feuchtigkeit fliegt; hin und wieder erwischt man sie auch auf der mit Schweiß befeuchteten Hand. Sie ist die kleinste Biene der Welt! Die winzigen Waben dieses Liliputaners müssen ein reizendes Bild gewähren, leider sind sie bis jetzt noch nicht zur Beobachtung gekommen.

Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle.

Von Richard Hertwig (München).

(Schluss.)

Ich beginne mit Erfahrungen über Erzeugung männlicher Tiere, die man wohl als gesichert betrachten kann. Am meisten gesichert ist die Erfahrung, dass männliche Bienen aus parthenogenetischen Eiern entstehen und dass auch bei anderen Hymenoptern Parthenogenese die Ausbildung des männlichen Geschlechts bestimmt oder wenigstens begünstigt.

Bei vielen Arthropoden genügt Parthenogenesis nicht, um Männchen hervorzurufen. Es müssen viele parthenogenetische

1) Dass die Meliponen übrigens früher auch einen Stachel besessen haben, geht aus einer Arbeit von H. v. Jhering hervor. Es gelang ihm, die verkümmerte Stachelanlage nachzuweisen. v. Jhering, H., Der Stachel der Meliponen, Entom. Nachrichten, 12. Jahrg. Juni, 1886.

2) Friese, H., Neue Arten der Bienengattungen *Melipona* Ill. und *Trigona* Jur. Termeszetraizc Fürzetek. 23. 1900.

weibliche Generationen aufeinanderfolgen, ehe aus parthenogenetischen Eiern Männchen entstehen (Daphniden, Aphiden etc.). Ob hierzu Parthenogenese für sich allein schon genügt, wenn sie nur lange genug fortgesetzt wird, oder ob ein weiterer sich addierender Faktor nötig ist, muss noch als eine offene Frage angesehen werden. Das aber können wir als sicher betrachten, dass Hunger ein solcher, sei es nötiger, sei es auch nur begünstigender Faktor ist. Durch die Experimente von Nussbaum und anderer Forscher wurde festgestellt, dass Rotatorien und Daphniden männliche Eier produzieren, wenn sie unter ungünstige Nahrungsbedingungen gebracht werden. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob Hunger allein schon genügt, um männliche Individuen hervorzurufen, d. h. ob aus befruchteten Eiern stammende Weibchen, direkt unter Hungerbedingungen versetzt, Männchen produzieren, oder ob erst eine bestimmte Reihe parthenogenetischer Generationen vorangegangen sein muss, so dass der Hunger nur als Schlussstein einer Reihe den Organismus umgestaltender Einflüsse wirken würde.

Wenden wir uns zu den Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei höheren Organismen, so hat man hauptsächlich drei Momente durch statistische Erfahrungen als wirksam hinzustellen versucht: 1. schlechte Ernährung der Eltern, 2. vorgerücktes Lebensalter des Vaters, 3. Inzucht. Was die schlechte Ernährung anlangt, so hat man auch versucht, experimentell die Frage näher zu prüfen, nicht nur bei Blütenpflanzen, sondern auch bei Säugetieren, ja sogar — ich erinnere an die Veröffentlichungen Schenks — beim Menschen.

In der Neuzeit herrscht die Tendenz, allen Untersuchungen über die Ursachen der Differenzierung des Geschlechtes mit großer Skepsis zu begegnen. Der Grund hierzu ist wohl darin gegeben, dass die Resultate dieser Untersuchungen einander so sehr zu widersprechen scheinen, indem bald Hunger, bald verschiedenes Alter der Zeugenden, bald Parthenogenesis, bald Inzucht als der wichtigste Faktor hingestellt wurden. Diese Verschiedenartigkeit der supponierten geschlechtsbestimmenden Faktoren konnte die Vorstellung erwecken, als ob die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei den einzelnen Organismen verschiedene wären, als ob es sich um Anpassungserscheinungen handele, die in den einzelnen Tiergruppen ihre besondere Regelung gefunden hätten. Das ist nun in hohem Grade unwahrscheinlich. Denn wenn man die große Gesetzmäßigkeit berücksichtigt, welche in der ganzen Organismenwelt die sexuelle Differenzierung beherrscht, so wird man zu dem entgegengesetzten Standpunkt geführt, zu der Auffassung, dass die Ursachen zur sexuellen Differenzierung und zur Geschlechtsbestimmung in beiden organischen Reichen dieselben sind. Da die sexuelle Differenzierung schon bei den einzelligen Organismen vorkommt,

so scheint mir der weitere Schluss unabweislich, dass die Ursachen zur Sexualität in den Stoffwechselvorgängen der Zelle selbst gegeben sind. Es liegt nun gar kein Grund vor, die Alternative zu stellen, dass man entweder auf eine einheitliche kausale Erklärung der Geschlechtsdifferenzierung verzichten oder die durch Beobachtung wohl außer Zweifel gestellte Verschiedenartigkeit der bei der Geschlechtsbestimmung wirksamen äußeren Einwirkungen preisgeben müsse. Vielmehr werden wir durch die Sachlage zu der Annahme geführt, dass die verschiedenartigen äußeren Einwirkungen das Zellenleben überall in gleicher oder ähnlicher Weise beeinflussen und so eine einheitliche Ursache der Geschlechtsbestimmung liefern.

In dem schon mehrfach zitierten Werk hat Jickeli versucht, bei Erklärung der geschlechtlichen Differenzierung für die verschiedenartigen äußeren Einflüsse eine gemeinsame Wirkungsweise auf den Organismus festzustellen; er stellt den Satz auf, dass Parthenogenesis, Inzucht, Hunger etc. das Zellenleben schädigen, ohne sich des Näheren darüber auszusprechen, wie er sich diese Schädigung vorstellt. Da die genannten Faktoren die Entstehung männlicher Tiere zur Folge haben, so betrachtet er die männliche Organisation als die geschädigte, minderwertige und sucht diese Ansicht durch die für Menschen und manche Säugetiere statistisch festgestellte größere Mortalität männlicher Individuen nachzuweisen. Es bedarf wohl kaum des Hinweises, wie einseitig diese Art der Betrachtung ist, wie dabei ganz außer acht gelassen wird, dass das männliche Geschlecht, im großen und ganzen genommen, namentlich bei höheren Tieren eine viel größere Leistungsfähigkeit entwickelt und einen höheren Grad der Fortbildung seiner Organisation erreicht, so dass häufig die weibliche Organisation den Charakter einer Hemmungsbildung hat. Da sich außerdem mit dem Begriff „Schädigung" in seiner unbestimmten Fassung nicht viel anfangen lässt, wird wohl die Lehre Jickeli's bei den Biologen wenig Anklang finden.

Prüfen wir nun, wie sich die von mir vorgetragenen Anschauungen über die Einflüsse, welche bei Protozoen die Kernplasma-relation modifizieren, zu den Experimenten und Erfahrungen über Geschlechtsbestimmung bei vielzelligen Tieren verhalten.

Durch meine Erfahrungen an Protozoen war ich zu dem Resultat geführt worden, dass energische Zellfunktion zu einer Steigerung der Kernmasse führt und so eine Entwickelungsrichtung begünstigt, die im Bau der männlichen Geschlechtszelle ihren Höhepunkt erreicht. Ich hatte ferner die Hypothese entwickelt, dass der zu Chromatinvermehrung führende Lebensprozess sich um so lebhafter abspielen werde, je mehr Kern und Protoplasma aufeinander abgestimmt sind, dass daher Einführung eines fremden Kerns in das Protoplasma einer Zelle, wie es bei der Befruchtung

des Eies geschieht, einen hemmenden Einfluss ausüben müsse[1]). Dieser hemmende Einfluss kommt bei Parthenogenesis ganz in Wegfall; er muss ungenügend ausfallen, wenn der Samenkern dem Eikern sehr ähnlich gebaut ist (Inzucht), oder wenn der Samenkern nicht die gleiche vitale Energie besitzt wie der Eikern, was bei hohem Alter des Erzeugenden zutreffen muss. Es sind also die Faktoren, welche die Entstehung des männlichen Geschlechts begünstigen, zugleich auch die Faktoren, welche das für die männliche Samenzelle charakteristische Massenverhältnis von Kern und Plasma in der Zelle herbeiführen. Dazu kommt als letzter Faktor, welcher sowohl chromatinreiche Zellen hervorruft als auch auf die Entstehung männlicher Individuen einen Einfluss ausübt, ungenügende Ernährung.

Liegt in diesem Zusammentreffen zweier unabhängig von einander entstandener Erfahrungsreihen ein kräftiges Argument für die Berechtigung der vorgetragenen Auffassungen, so finden sie weitere Stützen darin, dass sie zwei wichtige Charakterzüge des männlichen Geschlechts verständlich machen, 1. den lebhafteren Stoffwechsel und die gesteigerte Leistungsfähigkeit desselben, 2. und eng damit zusammenhängend seine erhöhte Morbidität und Mortalität.

Ich möchte diese Betrachtungen noch mit einer Bemerkung abschließen, welche sich auf das Verhältnis von Geschlechtsthätigkeit und geschlechtlicher Differenzierung bezieht. Meine Anschauungen über die Stoffwechselvorgänge der Zelle waren ursprünglich nur entwickelt worden in der Absicht, das Wesen des Befruchtungsprozesses aufzuklären. Erst später wurde ich darauf aufmerksam, dass sich von hier aus auch dem Verständnis des sexuellen Dimorphismus werde näher treten lassen. Befruchtungsbedürftigkeit der Zelle und sexuelle Differenzierung

1) Man kann mir einwenden, dass ich Beweise für diese Behauptung nicht erbracht habe. Das ist richtig, aber auch bei der Schwierigkeit des Gegenstandes verzeihlich. Ich möchte aber nicht verfehlen, wenigstens auf die Möglichkeit einer experimentellen Prüfung hinzuweisen. Durch die Untersuchungen Boveri's ist es festgestellt, dass ein Ei sich ohne Samenkern entwickeln kann, wenn es nur ein Centrosoma enthält (sogenannte „partielle Befruchtung", besser „weibliche Merogonie", da eine Befruchtung ja hier zunächst wenigstens nicht zu stande kommt), dass ferner ein seines Eikerns beraubtes Ei mit Samenkern und Centrosoma es zu einer normalen Entwicklung bringt. Es wäre interessant, zu verfolgen, ob nicht die Entwickelung im ersteren Fall rascher verliefe als im letzteren, vorausgesetzt, dass es gelänge, den bei „der partiellen Befruchtung zunächst noch im Ei enthaltenen Samenkern ganz zu eliminieren. Fast möchte ich es vermuten; denn es hat sich herausgestellt (Teichmann), dass, wenn ein besamtes Seeigelei sich teilt ohne Beteiligung des Samenkerns und dieser sich erst mit dem Kern einer Furchungskugel verbindet, diese befruchtete Furchungskugel in der Teilung gegen die nur Eikernmaterial enthaltende Furchungskugel zurückbleibt. Ein weiteres Mittel, meine Ansicht auf ihre Richtigkeit zu prüfen, wäre ein Vergleich der Embryonalentwickelung befruchteter und unbefruchteter Bieneneier, ob sich die parthenogenetischen Eier rascher entwickeln als die befruchteten.

werden somit auf gleichartige Ursachen, Veränderungen in der Kernplasmarelation zurückgeführt. Ich glaube, dass man an jede Theorie, welche den sexuellen Dimorphismus erklären will, die Anforderung stellen muss, dass sie bei der Erklärung auf die Bedingungen, welche den Befruchtungsprozess verursacht haben, zurückgreift.

Wir kommen zum letzten Teil unserer Betrachtungen, zur Frage, ob sich aus der Lehre von der Kernplasmarelation Angriffspunkte für die kausale Erklärung der Zellteilung ergeben. Dass diese Relation für die Zellteilung von Bedeutung ist, geht schon aus den wichtigen Untersuchungen Boveri's und Gerasimoff's hervor, von denen oben die Rede war. Es kann somit nur fraglich sein, in welcher Weise das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma auf die Zellteilung einwirkt.

Lange Zeit huldigten die Biologen der Ansicht, dass die Zellteilung eine direkte Folge des Wachstums der Zelle sei. Man nahm an, dass die Zelle samt ihrem Kern durch Nahrungsaufnahme bis zu einer bestimmten Größe wächst, worauf sie sich in zwei, selten in mehr Stücke teilt. Indem man die Behauptung, dass die Teilung der Zelle auf einem übermäßigen Wachstum derselben beruht, für erwiesen hielt, wandte man das Interesse hauptsächlich der Frage zu, ob der Anstoß zur Teilung vom Kern oder vom Protoplasma ausgehe. Obwohl selbst einer von denen, welche an dieser Diskussion sich beteiligt haben, muss ich sagen, dass dieselbe resultatlos im Sande verlaufen ist, wie alle Diskussionen, denen eine falsche Fragestellung zu Grunde liegt. Denn das Verhältnis von Kern und Protoplasma müssen wir als ein Verhältnis intimster Wechselwirkung betrachten, bei dem eine Priorität für den einen oder anderen Teil ausgeschlossen ist. Nicht Veränderungen eines Teiles, sondern Veränderungen im Wechselverhältnis beider Teile sind es, welche, wie ich versuchen werde zu zeigen, den Anstoß zur Teilung geben. Weiterhin hat sich auch die Auffassung, dass die Teilung der Zelle eine direkte Konsequenz ihres Wachstums und demgemäß in letzter Instanz ihrer Ernährung sei, als ungenügend zur Erklärung der Zellteilung erwiesen.

Schon manchem Forscher ist es aufgefallen, dass hungernde Zellen sich zu teilen vermögen. Ich selbst habe seit längerer Zeit diesbezügliche Beobachtungen bei Protozoen gemacht und war zum Resultat gekommen, dass die Vermehrung der Protozoen nicht eine unmittelbare Funktion ihrer Ernährung sei, sondern dass bei ihr noch ein unbekannter Faktor mitwirke, der so mächtig ist, dass auch beim Ausbleiben der Nahrungsaufnahme Teilungen möglich sind. Wiederholt habe ich versucht, Schüler zur näheren Untersuchung dieser Verhältnisse zu veranlassen, bis endlich Herr Kasanzeff sich der Frage annahm und die Veränderungen hungernder Paramaecien studierte. Er fand, dass die während des Hungerns

vorhandene geringe Vermehrungsfähigkeit dieser Tiere mit einer auffallenden Größe ihres Hauptkerns gepaart ist derart, dass bei hungernden sich teilenden Paramaecien zwar der Körper kleiner ist als bei gut gefütterten, dass dagegen der Kern nicht nur relativ, sondern sogar absolut größer ist.

In der Neuzeit hat Jickeli die Teilfähigkeit hungernder Zellen zum Gegenstand eingehender Erörterungen gemacht. Er stellt eine große Anzahl eigener Beobachtungen und in der Litteratur vorliegender Notizen zusammen, um zu beweisen, dass hungernde Zellen, besonders hungernde Protozoen sich lebhafter teilen als gefütterte. Er stellt zum Schluss sogar den paradoxen Satz auf, dass die Teilung der Zellen nicht durch gute Ernährung, sondern durch Hunger oder andere Schädlichkeiten bedingt werde.

An den Darlegungen Jickeli's ist, wie schon oben erwähnt wurde, das Eine richtig, dass unter Umständen hungernde Zellen sich teilen; der Hauptsache nach aber — ich glaube mich hier ganz bestimmt ausdrücken zu dürfen — sind sie verfehlt. Jeder Protozoenzüchter weiß, dass, wenn er eine reiche Protozoenfauna erzielen will, er unausgesetzt und reichlich füttern muss, dass bei Nahrungsmangel die Tiere binnen kurzem verschwinden. Es ist hier nicht der Ort, auf eine Kritik der von Jickeli zum Beweise beigebrachten Beobachtungen und seiner Schlussfolgerungen einzugehen. Ich halte es für zweckmäßiger, die Art, wie Hunger und Fütterung in den Entwickelungsgang von Protozoen eingreifen, an einem bestimmten Beispiel zu erläutern.

Ich habe schon erwähnt, dass ich Monate lang Paramaecien (vor ca. 10 Jahren) und Dilepten (in diesem Jahr) in Zählkulturen gezüchtet und auf ihre Vermehrungsfähigkeit untersucht habe, dass sich dabei herausgestellt hat, was ich vor 2 Jahren auch für *Actinosphaerium* bewahrheitet fand, dass die Vermehrung dieser Tiere und wahrscheinlich aller Protozoen keine gleichmäßige ist, dass Zeiten lebhafter Vermehrung mit Perioden wechseln, in denen weder Vermehrung noch Nahrungsaufnahme eintritt. Und so steigt und fällt die Kurve der Fortpflanzungs- und Assimilationsenergie.

Zweigt man nun von diesen Futterkulturen Hungerkulturen in kleinen Intervallen ab, so erhält man auch hier keine konstanten Resultate. Ich habe am genauesten *Dileptus gigas* untersucht und beziehe mich mit den folgenden Angaben daher hauptsächlich auf dieses Infusor. Es kann vorkommen, dass einige wenige Tiere bald nach Beginn der Hungerkultur sich teilen — das sind offenbar Tiere, die dicht vor der Teilung standen und keiner weiteren Ernährung dazu bedurften. Sehr häufig ergab der Vergleich der Hungerkultur mit der gefütterten Stammkultur die merkwürdige Erscheinung, dass in ersterer die korrespondierenden Teilungen früher erfolgten als in letzterer. Von dann ab ver-

hungerten die Individuen der Kultur unter allmähliger Körper- und Kernreduktion.

In anderen Fällen kommt es vor, dass außer dieser auf Kosten der Ernährung zu setzenden Teilung einiger weniger Tiere noch eine zweite Teilung sämtlicher Individuen eintritt, so dass die Zahl der hungernden Tiere das doppelte oder etwas mehr als das doppelte der Ausgangszahl beträgt. Nach dieser schon der Hungerperiode angehörigen Teilung begann dann ein allmählicher, schließlich zum Untergang führender Schwund des Körpers.

In seltenen Fällen trat in den Hungerkulturen eine erheblich raschere Vermehrung als in der parallelen Futterkultur ein. Im Maximum wurden dann zwei Teilungen erzielt (Vervierfachung der Ausgangszahl). Höchst interessanterweise waren es Kulturen mit einer derartig beschleunigten Vermehrung, in welcher ein großer Prozentsatz Individuen konjugierte, eine Thatsache, welche um so mehr Beachtung verdient, weil auch Kasanzeff fand, dass die Hungerkulturen von *Paramaecium,* bei denen er Teilungen beobachtete, zugleich auch solche waren, in denen zahlreiche Konjugationen auftraten.

Nach monatelanger Zucht beobachtete ich öfters Encystierung und zwar am häufigsten bei Kulturen, welche bei kühler Temperatur unter Hunger weiter gezüchtet wurden.

Ziehe ich aus diesen wie aus zahlreichen anderen Erfahrungen an Protozoen einen Schluss, so lautet derselbe, dass die Vermehrung der Protozoen — und das gilt unzweifelhaft von allen Zellen — weder eine direkte Folge der Fütterung und des Wachstums noch des Hungerns ist, sondern die Folge eines — ich will mich zunächst ganz allgemein ausdrücken — bestimmten Spannungszustandes der Zellbestandteile, der sowohl durch Hunger wie durch Futter herbeigeführt werden kann, je nach der jeweiligen Beschaffenheit der Zelle. Es giebt Fälle, in denen Hunger rascher diesen Zustand erzielt und andererseits Fälle, in denen Fütterung günstiger wirkt. Im allgemeinen kann man sagen, dass die Teilungsfähigkeit sich umgekehrt verhält wie die Befruchtungsfähigkeit. Während das Zustandekommen der letzteren meist durch Hunger, äußerst selten — vielleicht bei manchen Arten gar nicht — durch starke Fütterung begünstigt wird, wird der Teilungszustand der Zelle äußerst leicht durch Fütterung, viel schwieriger durch Hunger hervorgerufen.

Es gälte nun das, was ich oben als den die Teilung vermittelnden „Spannungszustand der Zellteile“ bezeichnet habe, präziser zu charakterisieren und zu zeigen, wie Fütterung und Hunger auf das Zustandekommen desselben einwirken können. Ich bin überzeugt, dass planmäßige Untersuchungen hierüber, besonders planmäßige Untersuchungen an Protozoen und niederen Pflanzen guten Erfolg versprechen. Bis jetzt haben wir hier aber noch ein dunkles

Gebiet vor uns. Immerhin verlohnt es sich jetzt schon, die Beobachtungen zusammenzustellen, auf denen man bei der Lösung der Frage weiter bauen muss.

Ich beginne mit der am meisten durch Experiment und Beobachtung erforschten Zellteilung, dem Furchungsprozess. Bei demselben folgen sich die einzelnen Teilungen so rasch auf einander und in vielen Fällen so ganz ohne Strukturveränderung des Protoplasma und seiner Einschlüsse, dass man wohl jede Einwirkung, sei es von Hunger, sei es von Ernährung, als ausgeschlossen betrachten kann. Die Verhältnisse liegen daher hier am einfachsten, insofern der ganze Prozess sich allein auf der Wechselwirkung der bei ihm direkt beteiligten Faktoren, Kern, Centrosoma und Protoplasma aufbaut. In dieser unmittelbaren Wechselwirkung der Zellteile ist eine Eigentümlichkeit gegeben, durch welche sich der Furchungsprozess von anderen Teilungsvorgängen unterscheidet.

Während bei Gewebszellen nach jeder Teilung ein weitere Teilungen verhindernder Gleichgewichtszustand eintritt und erst allmählich oft nach Tagen vielleicht sogar nach Wochen die zur Teilung nötige Spannung wieder erreicht wird, wird bei der Furchung der Spannungszustand selbst durch viele rasch auf einander folgende Teilungen nicht beseitigt, ehe nicht eine bestimmte Größe der Furchungskugeln erreicht ist, auf welchem die Zellen zur Ruhe gelangen, d. h. unter dieselben Teilungsbedingungen geraten wie jede gewöhnliche Körperzelle. Soviel ich weiß, ist der hier vorgetragene Gedankengang noch nicht angeregt worden und liegen daher noch keine Untersuchungen vor, wann das Eigentümliche des Furchungsprozesses aufhört. Ich vermute, es wird der Moment sein, in dem die Normalrelation von Kern und Protoplasma erreicht ist, wie ich das oben schon auseinandergesetzt habe. Soll dann die Teilung noch weiter gehen, so bedürfen die Zellen eines Anstoßes von außen; es muss ihnen Nahrung zugeführt und so der Gleichgewichtszustand der Zelle wieder verändert werden. Bleibt die Ernährung aus, so wären vielleicht noch nachträgliche „Hungerteilungen“ möglich, denen aber sicherlich keine größere Bedeutung zukommt[1]).

---

1) Was ich hier über den Furchungsprozess gesagt habe, genügt, um theoretisch eine Unterscheidung zwischen Furchungsprozess und darauffolgenden Zellteilungen zu machen. In der Praxis wird freilich die Untersuchung auf Schwierigkeiten stoßen, da die Eier mit Dottermaterial ausgerüstet sind und allmählich, in manchen Fällen vielleicht schon früh, eine Resorption des Dotters und Ernährung der Furchungskugeln beginnt, während in anderen Fällen von außen dem Ei Nahrung zugeführt wird (Plattwürmer, Cladoceren, Säugetiere etc.).

Es verdient genauere Untersuchung, ob das Aufhören des Furchungsprozesses, welches durch Eintreten der Normalgröße von Kern und Protoplasma erreicht wird, für die Organbildung von Bedeutung ist. Vielleicht ist hier der Punkt gegeben, wo die Zellgröße auf die Entwickelung des Ganzen Einfluss gewinnt. Durch neuere

Fragen wir uns, welche morphologischen Besonderheiten der Eizelle und den Furchungskugeln zukommen, so sind dieselben darin gegeben, dass beim Beginn der Furchung und auch noch später ein enormes Missverhältnis von Kern und Protoplasma vorhanden ist und dieses Missverhältnis allmählich einen Ausgleich erfährt, indem Zellsubstanz in Kernsubstanz umgewandelt wird. Ich habe an einem anderen Ort versucht, mir diesen Vorgang so verständlich zu machen, dass das ruhende Protoplasma die Kernbestandteile Chromatin und achromatisches Material enthält und dass es bei jeder Zellteilung in diese dem Kern zum Wachstum dienenden Bestandteile zerlegt wird.

In sinngemäßer Weise müsste dieser Gedankengang auch auf das Centrosoma übertragen werden. Auch dieses wächst und teilt sich so, dass allmählich die Masse der centrosomalen Substanz vermehrt wird, was abermals nur auf Kosten des Protoplasma geschehen kann. Wenn meine Ansicht richtig ist, dass die centrosomale Substanz identisch ist mit der achromatischen Kernsubstanz, so würde bei normaler Teilung Kern und Centrosoma durch ein und denselben Spaltungsprozess des Protoplasma wachsen. Der Teilungsprozess würde somit von zwei Momenten bedingt sein, 1. dass das Protoplasma die Fähigkeit besitzt und auch ausüben kann, sich in die Kernbestandteile zu spalten, 2. dass der Kern genügende Aufnahmefähigkeit für die Produkte des Protoplasma hat. Teilungsruhe würde somit eintreten, wenn eine dieser beiden Bedingungen oder vielleicht auch beide nicht erfüllt sind.

Eine sehr interessante Beobachtung Boveri's zeigt nun, dass Centrosoma und Kern in ihrer Vermehrungsfähigkeit bis zu einem gewissen Grad von einander unabhängig sind, wenigstens das erstere von letzterem. Bei der Teilung eines nur den Spermakern samt Centrosoma enthaltenden Eistückes ereignete es sich, dass die eine Zelle das gesamte Kernmaterial mit einem der Tochtercentrosomen erhielt, die andere nur ein Tochtercentrosoma. Letzteres teilte sich gleichwohl und zwar in demselben Rhythmus, als sich das von Kernsubstanz begleitete Centrosoma teilte, bis das Protoplasma von vielen kleinen Strahlungen durchsetzt war. Aber es kam nicht

---

Untersuchungen (Driesch, Wilson) hat sich bekanntlich herausgestellt, dass der Eintritt der Gastrulation und anderer Entwickelungsvorgänge an eine bestimmte Zellgröße, dagegen nicht an eine bestimmte Zellzahl gebunden ist. Am schönsten kommt dieses Wechselverhältnis zwischen Zellgröße und Organbildung zum Ausdruck, wenn Furchungskugeln isoliert werden und sich zu ganzen Embryonen entwickeln. Dann tritt bekanntlich die Gastrulation auf demselben Furchungsstadium ein; infolgedessen bildet sich die Gastrula eines „Hemiholoblasten" im Vergleich zu einem Ganzembryo nur aus der halben Zellenzahl. In allerneuester Zeit hat auch Moskowski versucht, den Umstand, dass Furchungszellen in den verschiedenen Regionen des Keims auf einem verschiedenen Zeitpunkt ihre Minimalgröße erreichen, bei der Erklärung der zur Organbildung führenden Wachstumsvorgänge, besonders der Gastrulation zu verwerten.

zur Zellteilung, während dieselbe in dem mit dem Kern ausgerüsteten Stück vor sich ging.

Dass andererseits auch der Eikern ohne Centrosoma in Stoffaustausch mit dem Protoplasma treten kann, habe ich durch Strychninbehandlung von Eiern gezeigt und neuerdings in noch viel überzeugenderer Weise mein Schüler Dr. Wassilieff an Eiern, die mit Strychnin, Nikotin und Hyoscyamin behandelt waren. Aber es existiert ein Unterschied zwischen dem von Boveri beschriebenen Fall von sich ohne Kern teilenden Centrosomen und der von mir und Wassilieff beschriebenen Teilung des Eikerns ohne Centrosoma. Im ersteren Fall unterblieb die Zellteilung und es resultierte eine Zelle mit vielen Strahlungen; im letzteren teilte sich sehr häufig auch die Zelle, wenn auch kein so regelmäßiger Furchungsprozess eintrat wie bei den nach der Loeb'schen Methode behandelten Eiern, bei denen vor Anfang der Teilung echte Centrosomen neu gebildet wurden. Der Unterschied zwischen den beiden Vorgängen ist leicht begreiflich. Bei der Centrosomateilung ist die zur Teilung nötige Verwendung der im Protoplasma enthaltenen Stoffe unvollkommen; da der Kern fehlt, kann das Chromatin, resp. das zur Bildung von Chromatin dienende Material nicht nach einem Chromatinreservoir, wie es der Kern ist, abgeleitet werden und verbleibt im Protoplasma. Bei der Kernteilung ohne Centrosoma dagegen findet sowohl das chromatische wie das achromatische Material seine Verwendung, letzteres vielleicht, da ein Centrosoma fehlt, nicht in genügendem Umfang.

Aus den theoretischen Vorstellungen, welche ich über die Ursachen der Kernteilung entwickelt habe, ließe sich ableiten, was man als den Normalzustand einer Zelle zu betrachten hätte; es wäre der Zustand, in welchem Kern und Protoplasma sich im Gleichgewicht befinden, letzteres nichts mehr an den Kern abgeben, der Kern nichts mehr aus ihm aufzunehmen vermag. Tritt nun Ernährung ein, so wächst das Protoplasma heran; es bildet sich ein Spannungszustand zwischen beiden Zellbestandteilen aus, bis derselbe so groß wird, dass es zur Teilung kommt. So würde es begreiflich werden, dass bei doppelter Kerngröße, wie es bei den Versuchen Gerasimoff's der Fall war, zuvor erst die doppelte Zellgröße erreicht werden musste, ehe der zur Teilung nötige Spannungszustand eintrat.

Wie haben wir uns nun auf Grund der hier entwickelten Theorie der Kernteilung die Erscheinungen hungernder Zellen zu erklären? Nach meiner Meinung sind bei hungernden Zellen zwei Entwickelungsmöglichkeiten gegeben. Entweder gewinnt das Protoplasma Herrschaft über den Kern, d. h. es gewinnt die Fähigkeit, Kernsubstanz zu resorbieren, so dass bei fortdauerndem Hunger die normale Kernplasmarelation dauernd beibehalten wird. Oder umge-

kehrt der Kern gewinnt Herrschaft über das Protoplasma, er gewinnt aufs Neue die Fähigkeit, Materialien dem Plasma zu entnehmen. Dann bildet sich eine neue Kernplasmarelation aus und es teilt sich die Zelle bei vergrößertem Kern. Es ist begreiflich, dass eine solche fortgesetzte Kernvergrößerung es der Zelle unmöglich macht, aus sich heraus normale Verhältnisse wieder herzustellen, und dass daher in solchen Fällen die Befruchtung zur Notwendigkeit wird. Daraus würde es sich erklären, wenn in der That bei Infusorien Hungerteilungen stets zur Konjugation führen sollten.

Bei unseren Erörterungen über Kernteilung haben wir bisher einen wichtigen Faktor außer acht gelassen, dass die Zelle, mag sie als Teil eines vielzelligen Organismus auftreten oder für sich allein schon einen Organismus bilden, Arbeit zu leisten hat, dass sie die Trägerin bestimmter Funktionen ist. Schon das für die Teilung so wichtige Wachstum setzt Ernährung voraus, d. h. Nahrungsaufnahme und Assimilation und zum Zweck der letzteren Ausscheidung verdauender Säfte; die Zelle muss ferner auf Reize reagieren, sich bewegen, verloren gegangene oder fehlende Teile regenerieren. Zu den meisten dieser Leistungen ist erfahrungsgemäß die Mitwirkung des Kerns notwendig. Und so erfolgt nicht nur bei der Teilung, sondern auch bei den übrigen Lebensvorgängen ein lebhafter Stoffaustausch zwischen Kern und Protoplasma. Wenn meine Beobachtungen an Protozoen eine richtige Deutung erfahren haben, kommt auch hier wieder eine Abgabe von Protoplasmateilchen an den Kern zu stande.

Beim Furchungsprozess, bei welchem außer Teilung keine Arbeit geleistet wird, konnte dieser Funktionsstoffwechsel der Zelle außer acht gelassen werden; im aktuellen Leben dagegen spielt er jedenfalls eine wichtige Rolle; wichtig nach zwei Richtungen hin. Indem der funktionelle Stoffwechsel auf eine Zunahme der Kernmasse hinwirkt, wird er zugleich auf eine Umregulierung der Kernplasmarelation hinwirken, außerdem wird er aber auch die Teilungsfähigkeit der Zelle beeinflussen und zwar bis zu einem gewissen Grade in ungünstigem Sinne. Denn je mehr der Kern auf Kosten des Protoplasma wächst, um so schwieriger wird es sein, den für die Teilung notwendigen Spannungszustand der Zelle zu erreichen. Hierin ist wohl die Ursache gegeben, dass Protozoen, in Hungerkultur versetzt, rascher die erste noch unter dem Einfluss der Ernährung erfolgende Teilung erfahren als ihre gut gefütterten Genossen, da alle von der Assimilation ausgehenden, die Teilung verzögernden Einflüsse vermieden werden. Wenn nun gleichwohl funktionierende Organe sich stärker vergrößern und eine raschere Vermehrung ihrer Zellen erfahren als ruhende Organe, so kann das nur dadurch erklärt werden, dass hier noch ein zweites Moment in Betracht kommt, dass die Nahrungszufuhr zur Zelle durch besondere, von der Funktion abhängige

Einrichtungen reguliert wird. Die Besprechung dieser Fragen liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Wer berücksichtigt, wie schwer erforschbar und daher wenig erforscht das Gebiet des Stoffwechselaustausches zwischen Kern und Protoplasma ist, wird sich darüber nicht wundern. Bei dem jetzigen Stand unserer Untersuchungen und Untersuchungsmethoden kann es ja nicht der Zweck einer Abhandlung sein, alle Vorgänge im Zellenleben einheitlich zu erklären. Es wird schon viel gewonnen sein, wenn man bestimmtere Fragestellungen gewinnt, als es bisher der Fall war. In dieser Richtung hoffe ich, einiges durch diesen Aufsatz beigetragen zu haben.

P.S. Wie ich nachträglich bemerke, ist die Frage: Wann und warum kommt der Furchungsprozess zu seinem Ende? schon von Morgan und Driesch erörtert worden. Morgan glaubte diese Frage zunächst in dem Sinn beantworten zu können, dass das Ende des Furchungsprozess erreicht sei, wenn eine bestimmte Minimalgröße der Zellen, bedingt durch ein gewisses festes Verhältnis von Zellen- und Kerngröße hergestellt sei; er machte sich später selbst Einwände, die dann Driesch zu entkräften suchte. In einer ausführlicheren Darstellung werde ich auf diese Verhältnisse zurückkommen.

Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz.

K. Bretscher (Zürich).

(Schluss.)

Die Unterschiede in der „Bevölkerung" der einzelnen untersuchten Stellen ergeben sich noch deutlicher aus der folgenden tabellarischen Zusammenstellung (s. Tabelle S. 121):

Die Gewässer 2, 3, 5, 6 sind fließende, 2 zudem schlickhaltig; 7, 8, 9, 10 sind Torftümpel, 4 ist limonitführend und 1 ein ganz seichtes, stehendes Gewässer mit erdigem Grund. So lehrt die Tabelle, dass solche von gleichem Charakter durchaus nicht die erwartete gleichartige Fauna zeigen, sondern dass diese von Stelle zu Stelle wechseln kann und in der That auch wechselt. Zu erwähnen ist noch, dass meine — möglichst gleichzeitig entnommene — Proben immer mindestens 1 dm^3 Schlamm enthielten; d. h. sie waren so groß, dass die Annahme, ihr Inhalt gebe wirklich ein zutreffendes Bild der Tierwelt des Beckens, dem sie entstammten, ziemlich berechtigt war. Da nach meinen bisherigen Erfahrungen diese Wassertiere im Boden nicht in die Tiefe hinabgehen, so hielten sich meine Züge auch an dessen Oberfläche und gingen nicht 1 dm tief hinab, wofür natürlich die vom Aushub betroffene Fläche um so größer war. Die Tabelle führt ferner in drastischer Weise zum Bewusstsein, welche Summe von Beobachtungen es erfordert, bis die Faunistik eines größeren Gebietes in befriedigender Weise zusammengestellt ist; die Schwierigkeit ist um so größer, als diese Wassertiere zu einem großen Teil eine ausgesprochene Tendenz zur Lokalisierung auf eng begrenzte Stellen

an den Tag legen, resp. dies zu thun scheinen. Sind ja doch von den 23 hier verzeichneten Arten nicht weniger als 15 in diesem Beobachtungsmaterial je nur ein einziges Mal aufgetreten. Dass bei Untersuchung der gleichen Gewässer an denselben Stellen zu anderen Zeiten das Bild wiederum ein anderes wäre, darf von vornherein erwartet werden und es ist dies auch in der That so. Einige der hier notierten Fänge sind aus mehreren Proben zusammengetragen, die nicht immer genau dieselben Arten wieder auffinden ließen. (Die einzelnen mit spez. bezeichneten Arten sind je unter sich identisch.)

	Gewässer										Zahl d. Fundstellen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Chaetogaster diastrophus										×	1
Nais elinguis						×				×	2
Dero furcata										×	1
„ *obtusa*										×	1
Slavina appendiculata										×	1
Limnodrilus udekemianus					×						1
„ *claparèdeanus*			×		×			×	×		4
„ *longus*					×						1
Tubifex tubifex		×	×					×	×		4
„ *heuscheri*			×				×			×	3
Psammoryctes plicatus				×							1
Rhyacodrilus falciformis	×										1
Trichodrilus allobrogum							×				1
Lumbriculus variegatus		×	×	×	×		×			×	6
Stylodrilus spez.	×				×	×					3
Bichaeta sanguinea			×								1
Henlea ventriculosa						×					1
Marionina spez.										×	1
Mesenchytraeus	×			×							2
Enchytraeus argenteus	×					×					2
„ *buchholzi*						×					1
„ *spez.*						×					1
Fridericia polychaeta	×										1
Artenzahl:	5	2	5	3	5	6	3	2	2	8	

Dieselbe Beobachtung kann übrigens auch in größeren Wasserbecken, wie Seen, zur Genüge gemacht werden. Auch hier vielfach die gleiche Beschränkung einer Art auf ein kleines Gebiet; hier ist sie dann aber oft in gleicher Zahl der Individuen vertreten. Hierfür einige Beispiele. *Nais josinae* habe ich sowohl im Zürich- wie im Langensee nur je ein einziges Mal gefunden, desgleichen *Dero digitata* und *Nais bretscheri* in jenem. *Macrochaetina intermedia* traf ich zuerst am Ausfluss des Zürichsees, später nicht mehr am selben Orte, sondern im See bei Wollishofen; *Psammoryctes plicatus* ist da nach einer Mitteilung von Herrn Professor Heuscher in einem größeren Gebiete nicht mehrzu treffen, wo sie früher häufig war.

Daraus erwächst naturgemäß die Forderung, dass dasselbe Gewässer während längerer Zeit beobachtet werden muss, wenn ein sicheres Urteil über seine (Oligochäten-)Fauna abgegeben werden soll, ein Umstand, der wiederum die faunistische Durcharbeitung eines Landes schwieriger gestaltet.

Ganz ähnlich wie bei Oerlikon liegen die Verhältnisse in den Torftümpeln am Katzensee. Die oben gegebene Liste enthält die Funde, die in einer größeren Zahl solcher gemacht wurden, ohne dass damit ausgedrückt sein soll, die Tiere alle kommen jedem zu.

Der geschilderte auffällige Wechsel im Tierbestand eines Gewässers nach Ort und Zeit gilt jedoch nicht, wie die Tabelle lehrt, für alle Arten in gleichem Maße. Einige davon kommen fast überall und immer vor, und zu diesen gehören *Nais elinguis, Tubifex tubifex, Limnodrilus claparèdeanus, Lumbriculus variegatus.* Sie gehören in der Nordschweiz zu den häufigsten Vertretern wasserbewohnender Borstenwürmer.

Dass sie auch in Bächen sich ansiedeln, wurde bereits bei Vergleichung der Befunde aus den Gewässern bei Oerlikon berührt. Auch hier sind die eben genannten Arten, ferner *Stylodrilus vejdovskyi* häufig. Letztere Form traf ich auch bei Mellingen am Reußufer. *Limnodrilus longus* wurde in einem Bache bei Greifensee konstatiert. Diejenigen der Göscheneralp (1720 m) waren belebt von:

1. *Tubifex tubifex*
2. *Stylodrilus vejdovskyi*
3. *Marionina fontinalis*
4. *Mesenchytraeus amoeboideus*
5. *Nais elinguis*

Daneben kommen noch mehrere *Marionina*-Species vor, die wegen ungenügender Entwickelung nicht zu bestimmen waren.

Es ist eigentümlich, welchen Anteil in diesen höheren Lagen die Enchytraeiden an der Zusammensetzung der Bachfauna nehmen; sie treten an diesen Orten in der Ebene nach meinen bisherigen Beobachtungen sehr in den Hintergrund.

Ein Brunnentrog auf der Fürstenalp bei Chur (1800 m) zeigte in dem Schlamme, mit dem er halb angefüllt war:

1. *Nais elinguis*
2. *Rhyacodrilus falciformis*
3. *Stylodrilus vejdovskyi*
4. *Mesenchytraeus megachaetus*
5. *Henlea stolli*
6. *Marionina guttulata*
7. *Enchytraeus spez.*
8. *Hydrenchytraeus stebleri*
9. „ *nematoides*,

von denen *N. elinguis, R. falciformis, St. vejdovskyi, M. megachaetus, H. nematoides* auch den von jenem abfließenden Bach bevölkernd angetroffen wurden. Ein anderer Brunnen in ca. 1600 m Höhe, am Wege nach der Fürstenalp gelegen, enthielt dagegen gar nichts; wiederum ein Beweis der oben geschilderten Unregelmäßigkeit ihres Vorkommens. Nachzutragen bleibt der Vollständigkeit wegen, dass sowohl auf der Göschener- wie auf der Fürstenalp zu der

aufgezählten Gesellschaft noch *Eiseniella tetraedra* zu zählen ist. In etwa 1200 m traf ich ebenfalls in einem Brunnentroge oberhalb Obstalden ausschließlich *N. elinguis*, aber dieses Tier in ungemeiner Häufigkeit; es wimmelte förmlich hiervon.

N. elinguis steigt übrigens nicht bloß so hoch, wie die erwähnten Funde vermuten ließen; ich beobachtete sie auch in ca. 2000 m in einem kleinen Tümpel oberhalb des Melchsees. In diese Höhe wagt sich in der Schweiz keine andere Naidomorphe. An einem ähnlichen Orte kommt auf der Fürstenalp in gleicher Erhebung über dem Meere noch vor *Mesenchytraeus megachaetus*, während einige kleine Tümpel in ca. 2200 m in Menge *Lumbriculus variegatus* und *Psammoryctes plicatus* beherbergen.

So sehen wir, dass eine Reihe limikoler Oligochäten noch nahe der Schneegrenze zusagende Existenzbedingungen finden. Dass sie sich auch in beträchtlicher Erhebung sogar wohl fühlen und üppig gedeihen, beweist eine Beobachtung von der Mürtschenalp. In 1650 m füllte ich an einer schlammigen Stelle aufs Geratewohl ein Fläschchen mit Schlamm und Wasser. Der Inhalt betrug 60 cm^3 und barg über 70 *Lumbriculus variegatus*, über 80 *Nais elinguis*, etwa 10 *Tubifex tubifex* und 10 *Aulodrilus limnobius*, zusammen etwa 180 Oligochäten! Daneben aber auch viele Pisidien, Insektenlarven, Nematoden, Platoden und Protozoen; also ein Reichtum tierischen Lebens, wie er gewiss von vornherein nicht erwartet würde und an dem die Oligochäten einen ganz hervorragenden Anteil nehmen.

Ueber die Fauna feuchter Böden in Riet, Mooren liegen hinsichtlich der Oligochäten nur wenige Beobachtungen vor. Mehrfach durchsuchte ich Erdproben aus Moorböden, ohne darin irgend welche limikole Borstenwürmer zu finden, auch wenn die Erde auf Lackmuspapier durchaus nicht reagierte. In einem anderen Aushub war *Fridericia michaelseni* in wenigen Exemplaren vorhanden; ein zweiter mit feuchterer Torferde dagegen wies auf:

1. *Henlea pratorum*	6. *Fridericia minuta*
2. *Mesenchytraeus megachaetus*	7. „ *spex.*
3. *Enchytraeus nigrina*	8. „ *striata* Lev.
4. „ *spex.*	9. „ *polychaeta*
5. *Fridericia michaelseni*	10. *Lumbricillus spex.*

Eine weitere Probe aus Rietboden, mit dichtem und fast unzerreißbarem Wurzelgeflecht, enthielt:

1. *Mesenchytraeus megachaetus*	3. *Fridericia polychaeta*
2. *Enchytraeus nigrina*	4. „ *diachaeta*

Zahlreiche Exkrementhaufen an diesen Orten, mit Ausnahme des letzterwähnten, wiesen ferner auf das Vorhandensein von Lumbriciden hin.

Von den in diesen kleinen Listen genannten Tieren sind

Mesenchytraeus megachaetus, Fridericia polychaeta und *diachaeta* solche, die an ein feuchtes Medium gebunden sind; namentlich trifft dies für die erstere Art zu, wie ja überhaupt die Mesenchytraeen nasse Standorte bevorzugen.

In der reich durchtränkten Umgebung einer Düngerstelle war *Limnodrilus udekemianus* und *Marionina maculata* zu finden; ein Jahr nach der ersten Untersuchung war letztere Art daselbst verschwunden. Sie kam mir überhaupt seitdem nicht mehr vor die Augen.

Alle vorausgegangenen Ausführungen zeigen schlagend, wie notwendig für die Faunistik eines Landes, aber auch für die Beurteilung der Verbreitungsbedingungen es ist, allen unscheinbaren Wasserläufen, Wasserbecken und feuchten Stellen Aufmerksamkeit zu schenken. Hierfür seien noch einige typische Beispiele besonders hervorgehoben. *Bichaeta sanguinea* war erst vom Langensee bekannt; in einer Schlammprobe aus dem Genfersee, die ich der Gefälligkeit von Herrn Professor Blanc verdanke, traf ich sie wieder an; wie lässt sich dieses Vorkommen an so weit entlegenen Orten, die zudem durch die gewaltige Scheidemauer der Alpen getrennt sind, erklären? Der Umstand, dass die Art in dem Sumpfgebiet an der Glatt auftritt, deutet darauf hin, dass sie an allen oder vielen ähnlichen Stellen vorkommen mag und sie also weit größere Verbreitung besitzt. Diese Thatsache ist ferner ein sprechender Wink dafür, dass es zur Zeit noch nicht geraten ist, an die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über die Verbreitung der in Frage stehenden Fauna irgend welche weiteren Schlüsse zu knüpfen.

Aehnlich verhält es sich mit *Trichodrilus allobrogum*, die lange Zeit nur von Genf bekannt war, jetzt aber an der Glatt konstatiert ist; ferner mit *Rhyacodrilus falciformis*, nun auch von hier bekannt, nachdem sie auf der Fürstenalp bei Chur zuerst aufgefunden worden.

Es wäre somit jetzt noch gewagt, eine Reihe von Arten, die erst ein einziges Mal zur Beobachtung gelangten, nun durchweg als lokale Formen anzusehen, die an dem betreffenden Fundorte ihre Entstehung genommen hätten. Doch bin ich geneigt, dies zu thun für *Haemonais waldvogeli, Macrochaetina intermedia, Mesenchytraeus tigrina*, weil diese auch unter ganz gleichartigen Verhältnissen sonst nicht mehr getroffen wurden, ferner für *M. amoeboideus, alpinus, bisetosus* wegen der Isoliertheit ihres Standortes.

Alle die angeführten Thatsachen lassen sich also wohl am besten so erklären, dass die große Zahl von vereinzelten Funden auf die Existenz rein lokaler Formen hindeutet, die eventuell daselbst ihr Schöpfungscentrum haben können; hierbei darf aber nicht außer acht gelassen werden, dass eine Reihe dieser Arten Tendenz zu örtlich beschränkten Vorkommen zeigen. Eben deswegen lässt sich noch nicht ermessen, welche Arten nun wirklich als lokale Neu- und Ausbildungen anzusprechen sind.

Die vorliegenden Ausführungen geben zugleich ein Bild der horizontalen und vertikalen Verbreitung der einzelnen Arten, so dass es eine Wiederholung wäre, diese Frage noch besonderer Besprechung zu unterziehen. Dagegen möchte ich noch ein wenig auf die besonderen Lebensbedingungen derselben eintreten.

Arten, die nicht gerade submers, dagegen in feuchtem oder gut durchnässtem Medium leben, sind die Henleen, *Buchholzia appendiculata, Marionina riparia, lobata, rivularis, Mesenchytraeus monochaetus, megachaetus*, die Enchytraeen und Fridericien mit Ausnahme der aquatilen *F. lacustris.* Von da aus gehen die Vertreter dieser beiden Genera, wie die Henleen auch in trockene Gebiete über, resp. sie sind von da her in die gut durchfeuchteten Orte eingewandert. *Fr. diachaeta* und *polychaeta* scheinen an sie gebunden. Von solchen aus aber tendieren andere als ausgesprochen aquatile Formen dem Wasserleben zu, so die Marioninen, dann aber auch die *Stylodrili* und *Limnodrili*, die sich hie und da aus ihrem eigentlichen Gebiete herausbegeben und an bloß feuchten Orten mit Landformen etwa zusammenleben. Seltener wagen sich *Lumbriculus variegatus, Psammoryctes plicatus* oder *Nais elinguis* so weit hinaus. Die übrigen sind durchaus Wasserformen.

Aber innerhalb dieses Mediums selber sind ihnen wiederum verschiedene Aufenthaltsorte geboten, so dass wir reine Schlammbewohner von Formen unterscheiden können, welche den Boden der Gewässer eher meiden, um an den Wasserpflanzen zu leben. Zu letzteren gehören vor allem die Chaetogastriden, *Ophidonais serpentina* und *Stylaria lacustris*; letztere Art wird allerdings auch etwa auf dem Schlamme kriechend getroffen, doch tritt sie viel häufiger an Wasserpflanzen auf. Diese Arten alle weiden da die Flora und niedere Fauna ab, welche jene besiedelt, so namentlich Diatomeen, niedere Algen, aber auch allerlei pflanzliche und tierische Zerfallsprodukte verzehrend. Am meisten ist *Chaetogaster diaphanus* an räuberische Lebensweise angepasst; denn nicht selten sieht man in ihrem weiten Darmtraktus kleine Kruster noch lebend sich wie in einem Käfig herumtummeln. Bousfield giebt von den *Dero*-Arten an, dass sie ähnlich den *Tubifici* und *Limnodrili* mit dem Vorderende ihres Leibes im Schlamme stecken und das Hinterende frei vorragen lassen, indem sie dabei ihren zierlichen Kiemenapparat ausbreiten, während letztere mit dem Schwanzende wogende Bewegungen ausführen. Ich habe *Dero digitata* einst in einer größeren Kolonie einen Algenklumpen bevölkernd angetroffen, wie auch *Macrochaetina intermedia* solche mit Vorliebe zu besiedeln scheint. Alle anderen sind vorwiegend oder ausschließlich Schlammbewohner.

Von einigen ist zu sagen, dass sie Torfgewässer und torfigen Seegrund vorziehen, so *Pristina longiseta, Slavina appendiculata, Haemonais waldvogeli, Dero obtusa* und *furcata*, während die übrigen

Naididae in allen Wässern auftreten. Die *Tubifici* und *Limnodrili* lieben entschieden schlammigen Boden und sogar den Schlick mehr als torfigen, *Lumbriculus variegatus* dagegen fühlt sich überall wohl.

Auch bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse zeigen sich Verschiedenheiten. Bekannt ist, dass den *Aeolosomatidae* und *Naididae* ungeschlechtliche Vermehrung durch terminale Knospung zukommt, die den übrigen Arten durchweg fehlt. Diese Art der Fortpflanzung fällt fast ausnahmslos in die warme Jahreszeit; nur einmal beobachtete ich an *Paranais uncinata* zu einer Zeit größter Kälte Sprosszonen. Solche sind auch an den hohe Lagen bewohnenden *Nais elinguis* viel seltener als im Thale. Gewöhnlich ist hier die Zahl der mit Sprosszonen versehenen Individuen nicht größer als die der geschlechtlich entwickelten; in den Gewässern der Ebene sind diese im Laufe des Sommers vereinzelt, jene weitaus die Mehrzahl bildend. (Beide Arten der Fortpflanzung kommen nicht oder sehr selten gleichzeitig an demselben Tiere vor.)

Bei *Nais elinguis* schien es mir mehrmals, als ob die Entwickelung der Geschlechtsorgane sehr durch äußere Umstände beeinflusst werde, wenn z. B. das Wasser ihres Behälters einzutrocknen beginnt, schicken sie sich zur geschlechtlichen Differenzierung an und ähnlich scheint ja auch die niedrigere Temperatur höherer Standorte zu wirken. Versuche wären über diese Frage verhältnismäßig leicht anzustellen und die Bedingungen über diese Veränderungen noch genauer zu ermitteln. Auch *Pristina longiseta* scheint sich ähnlich zu verhalten. Was nun die Zeit anbetrifft, in der die einzelnen Arten ihre Geschlechtsreife erlangen, so lässt sich auch hier nichts allgemein gültiges aussagen. Die *Tubifici* und *Limnodrili*, wie die Enchytraeiden sind meist während des ganzen Jahres in definitiver Entwickelung anzutreffen; d. h. es kommen alle Wachstumsstadien meist neben einander vor. Dasselbe gilt von den *Lumbriculidae* mit Ausnahme von *L. variegatus*, ebenso von *Nais elinguis*, die allerdings im Flachland während des Sommers gewöhnlich nur ausnahmsweise mit Gürtel und Geschlechtsorganen getroffen wird. Ebenso selten sind die *Chaetogastri* in diesem Zustande zu finden (im Oktober) und andere *Naididae* habe ich überhaupt nie geschlechtsreif zu Gesicht bekommen. *Paranais uncinata* beobachte ich so im September im Klönsee und zwar in beinahe allen erbeuteten Exemplaren. *Stylaria lacustris* differenziert sich sexuell im Herbst bei Eintritt kühlerer Witterung in allen Individuen, die nachher abzusterben scheinen.

Ueberhaupt existieren noch wenige Beobachtungen darüber, in welchem Zustande die *Naididae* und speziell die Arten überwintern, welche die Wasserpflanzen bewohnen. Bis jetzt hat wohl die Annahme am meisten Berechtigung, dass sie im Spätherbst zu Grunde gehen, nachdem sie ihre Kokons abgelegt haben, und dass

sie also in diesem Stadium den Winter verbringen. Möglich ist ja immerhin auch, dass sie in die Tiefe der Gewässer oder des Schlammgrundes sich zurückziehen. Doch sind mir bei meinen allerdings zu spärlichen Fängen bis jetzt in der kalten Jahreszeit niemals solche Objekte vorgekommen; ausgenommen z. B. *Paranais uncinata*, ein typischer Schlammbewohner, der auch während des Winters sich die nötige Nahrung verschaffen und darum anders sich verhalten kann. Der See- resp. Gewässerforschung bleibt hier noch manche Frage zu lösen übrig: —

Vejdovsky hat für *Aeolosoma hemprichi* und *Beddard* für andere Species der gleichen Gattung gefunden, dass sie sich beim Eintrocknen mit einer Schleimschicht vom umgebenden Medium abschließen, also in einer Cyste ungünstige Existenzbedingungen durchmachen. So erklärt sich ihr bereits erwähntes Vorkommen in eintrocknenden Wassergräben. Ausgeschlossen ist ja nicht, dass auch anderen Arten, Naiden, Tubificiden u. a. diese Fähigkeit zukommt.

Lumbriculus variegatus ist bis jetzt nur in vereinzelten Exemplaren in geschlechtsreifem Zustande beobachtet worden; ich habe einige solche im November gefunden und es wird deshalb vermutet, dass seine Entwickelungsreife in den Winter falle.

Es mag am Platze sein, an dieser Stelle noch einer Erscheinung zu gedenken, durch die sich namentlich die *Tubificidae* und *Lumbricidae*, speziell aber wiederum *L. variegatus* auszeichnen, nämlich der Leichtigkeit, mit der sie kleinerer oder größerer Partien ihres Hinterendes verlustig gehen und diese wieder regenerieren, resp. reparieren. Man kann in dem Vorgang eine förmliche Selbstamputation erblicken. Während nun allerdings die Reparation bei *L. variegatus* fast regelmäßig und sehr häufig zu beobachten ist, erinnere ich mich nicht, solche Neubildungen bei den übrigen Lumbriculiden und den Tubificiden mit Sicherheit beobachtet zu haben, während sie recht leicht amputieren. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass sie viel weniger pigmentiert sind und deswegen die Reparate nicht durch andere Färbung vom übrigen Tier sich abheben, wie dies bei *L. variegatus* der Fall ist. Nach v. Wagner's Beobachtungen ist mit dieser Autotomie nicht immer zugleich eine Vermehrung verbunden, indem nur die Vorderenden der beschädigten Tiere sich wiederherstellen, während die abgeworfenen hinteren Partien meist zu Grunde gehen.

Bezüglich der Verbreitungsverhältnisse der wasserbewohnenden Oligochäten ist zu sagen, dass die passiven Verbreitungs- und Dislokationsagentien jedenfalls von fast ausschlaggebender Bedeutung sind. Neben ihnen spielt die Eigenbewegung der Tiere eine nur untergeordnete Rolle. Solche Agentien sind vor allem das bewegte Wasser selber, in dem die Oligochäten sich aufhalten, sodann Tiere, welche sie innerhalb des Mediums selber

mitschleppen können oder auch von Becken zu Becken zu vertragen im stande sind. So ist diese Möglichkeit geboten durch Wasserinsekten, Wasservögel oder durch Tiere, die den Bächen und Seen gelegentlich oder regelmäßig Besuche abstatten. Es darf wohl angenommen werden, dass gerade auf letztere Art kleine Gewässer etwa bevölkert werden, die nicht mit anderen in direktem Zusammenhang stehen. So traf ich in zwei abflusslosen und nur von Regen und Schneewasser gespiesenen, unscheinbaren Tümpeln am Montalin (2100 m) bei Chur *Lumbriculus variegatus* und *Psammoryctes plicatus*, var. *pectinatus*. Da das schlammige Ufer des einen davon dicht mit den Fußspuren von Alpendohlen bedeckt war, liegt die Annahme nahe, dass durch solche eine Bevölkerung mit diesen Wassertieren habe stattfinden können, vielleicht eher als durch Wasserinsekten oder gar durch Wasservögel, die hier schwerlich sich einfinden, während die Dohlen als Standvögel leicht und jederzeit eine Uebertragung bewerkstelligen können.

Halten aber die genannten Borstenwürmer einen Transport durch die Luft aus? Um diese Frage zu beantworten und um ferner zu erfahren, welches Schicksal ihnen bei dem etwa sich ereignenden Eintrocknen der Tümpel bevorstehe, nahm ich einige Schlammproben mit nach Hause, nachdem ich sie vorerst gut hatte abtropfen lassen und hielt sie an einer schattigen Stelle in einem offenen Gefäße (unter Dach). Noch nach 72 Tagen fanden sich in ihnen in 1—2 cm Tiefe beide Arten lebend vor. Damit ist nicht nur gezeigt, dass sie in den betreffenden Tümpeln ganz wohl von einem Regen zum anderen sich behaupten können, sondern wohl auch, dass sie einen kürzeren Luftweg ohne Schaden zu ertragen im stande sind. Selbstverständlich macht sich eine Verbreitung der Kokons noch viel leichter einmal wegen ihrer viel größeren Widerstandsfähigkeit gegen das Austrocknen und andere schädliche Einflüsse, dann aber auch wegen ihres viel geringeren Gewichtes. Vielleicht ist die Ausbreitung durch solche mittelst der verschiedenen Agentien von weit größerer Bedeutung als durch den Transport der ausgekommenen Tiere selber.

Gewiss haben wir auch gerade in den durch solche Transportmittel mitspielenden Zufälligkeiten eher die Ursache der verschiedenen Faunenbestände benachbarter Gewässer, wie sie oben geschildert wurden, zu erblicken, als in dem verschiedenen Charakter dieser letzteren selber. In diesem Falle würde dann gerade hierin wiederum ein Beweis dafür liegen, dass die aktiven Verbreitungsmittel wenig ausgiebig sind. Doch erscheint auch hier das vorliegende Material von Beobachtungen noch nicht ausreichend zu gut fundierten Schlüssen.

Im Januar 1901 machte ich die Beobachtung, dass einzelne Arten auch die Fähigkeit des Einfrierens besitzen. Von hart-

gefrorenen Detritus am Ufer des Zürichsees an einer Stelle, die während des Sommers von *Tubifex-, Limnodrilus*-Arten, von *Nais elinguis, Lumbriculus variegatus* und *Allurus tetraedrus* wimmelt, hackte ich Stücke los und ließ sie auftauen. Von allen diesen Oligochäten zeigte sich jetzt keine Spur, dagegen war häufig, völlig munter und in geschlechtsreifem Zustande *Henlea ventriculosa.* Andere Enchytraeiden waren vielleicht der Kälte erlegen, vielleicht auch hatte ihnen das rasche Schmelzen Schaden zugefügt. Dieses Vermögen, hohe Kältegrade zu ertragen, scheint mir neben anderen Faktoren, wie Zeit der Geschlechtsreife und namentlich die geographischen Verbreitung, mit in Betracht gezogen werden zu müssen bei der Frage nach dem Ursprung einer Art und dürfte wohl auf nordische, resp. Herkunft aus kalten Gegenden (Eiszeit!) hinweisen. Allerdings ist diese Art nur aus dem mittleren Europa und Neuseeland bekannt, während sie (nach Michaelsen) nach Südamerika verschleppt, in Nordamerika noch nicht sicher konstatiert ist. Ob sie in nördlicheren Gebieten nicht doch noch gefunden wird?

Zum Schlusse würde nun übrig bleiben, das vorliegende Material über die wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz zu vergleichen mit demjenigen anderer Länder und die horizontale Verbreitung jeder Art abzugrenzen. Es ergäben sich daraus interessante und wertvolle Anhaltspunkte über deren Heimat und Wanderung im Laufe der Zeiten, wie über ihre besonderen Lebensbedingungen. Doch empfiehlt sich, die Behandlung dieser Frage noch zurückzulegen, da die Beobachtungen um so dürftiger sind, je weitere Gebiete in Berücksichtigung gezogen werden. Es könnten kaum mehr als falsche Urteile resultieren.

Zum Schlusse mögen die Hauptergebnisse bezüglich der Verbreitung der Oligochäten nochmals zusammengefasst werden: 1. die Oligochätenfauna der verschiedenen bis jetzt untersuchten Seen der Schweiz deutet darauf hin, dass fast jeder von ihnen ihm eigentümliche Arten besitzt; es besteht bis jetzt Berechtigung, ihn für diese als Entstehungsherd anzusehen; von einer eigenartigen Tiefseefauna kann noch nicht gesprochen werden. 2. Einzelne Arten zeigen ausgesprochene Tendenz zu Lokalisation, was auch aus der Bevölkerung der Tümpel und Bäche zu konstatieren ist und vielleicht auf zufällige passive Verbreitungsmittel zurückschließen lässt. Deswegen müssen nicht nur die größeren, sondern auch die kleineren und kleinsten Gewässer in einer Faunistik in Berücksichtigung gezogen werden.

Berichtigung. Zu dem Aufsatze über F. A. Krupp als Freund und Förderer biologischer Studien muss es S. 83 (Z. 26 v. oben) heißen „aus dem oberen Jura“ anstatt „aus der oberen Zone“.

Plön, 8. Januar 1903. Dr. Otto Zacharias.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Februar 1903. № 4.

Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden.

Von Dr. H. von Buttel-Reepen (Berlin).

(Fortsetzung.)

Das Wachsschwitzen bei den *Meliponinae*. Wirklich eingehende und zuverlässige Beobachtungen über die *Meliponinae* liegen bis jetzt nicht viele vor. An erster Stelle ist ein Forscher zu nennen, der durch vier Jahre diese Bienen auf das Genaueste studiert hat. Eduard Drory, ein hervorragender Bienenzüchter, ließ sich in den Jahren 1871—73 31 Völker Meliponen und Trigonen in 11 Arten nach seinem früheren Wohnorte Bordeaux kommen. Seine Ermittelungen legte er in einem Schriftchen[1]) und in mehreren Artikeln nieder[2]). Er vermochte viele alte Be-

1) Drory, E., Quelques Observations sur la Melipone Scutellaire. Bordeaux 1872.

2) Drory, E., Ueber Meliponen, Bienenzeitung p. 172—176, 1873. Erstmalige Erwähnung des dorsalen Wachsschwitzens bei Arbeiterinnen; ders. Nouvelles observations sur les Mélipones. Le Rucher du Sud-Ouest. 1. Jahrg., Nr. 5—6, Bordeaux 1873. Erstmaliger Bericht über dorsales Wachsschwitzen bei Drohnen; ders. Note sur quelques espèces de Melipones de l'Amérique du Sud. Compt. Rend. d. l. Soc. Linn. de Bordeaux. T. 29, p. 31, 1873; ders. De la manière dont les Mélipones secrètent la cire. ebenda p. 62; ders. Welchen wissenschaftl. u. prakt. Wert haben d. Meliponen in Europa? Bienenztg., 30. Jahrg., Nr. 32, Eichstädt 1874 etc. (s. Litteraturverz.).

obachtungen, die bereits von Pierre Huber, Poey etc. gemacht waren, zu bestätigen, vieles zu widerlegen und neues zu begründen. Mit Sicherheit konstatierte Drory erstmalig (nicht Fritz Müller, wie bisher angenommen wurde) das Wachsausschwitzen auf dem Rücken der Arbeiterinnen und Männchen; das schon von Poey[1]) beobachtet aber nicht als solches erkannt, aber dann von Fritz Müller[1]) richtig beschrieben wurde. Ich bemerke hier gleich, dass Friese, dem wohl sämtliche Arten von Meliponen und Trigonen zur Bestimmung durch die Hände gegangen, niemals kurzgesagt Bauchschwitzer, sondern stets nur Rückenschwitzer darunter gefunden[2]). Neuerdings beschreibt W. Marshall[3]) die Wachserzeugung bei den *Meliponinae*, wie folgt: „Diese Haare (an den Bauchsegmenten) bilden zusammen eine Art Bürste, in der sich das Wachs nicht in Gestalt von Schüppchen oder Plättchen, sondern von Körnchen ansammelt. Wo der vordere, glatte Teil des Bauchringes an den behaarten hinteren anstößt, verläuft ein entsprechender Querschlitz, der in eine Tasche führt. In dieser geht die Wachsabsonderung vor sich, und das abgesonderte Wachs wird über ihren Rand in die Bürste gedrängt, in dem Maße, wie es sich im Grund der Tasche immer neu bildet." Diese Beschreibung ist mit den Thatsachen nicht in Einklang zu bringen, schon aus dem Grunde nicht, weil wir bei den sozialen Apiden, soweit bis jetzt bekannt, stets eine Aussonderung in Schüppchen oder Lamellen bemerken[4]). In dem trefflichen Werke

---

1) Poey, Felipe, Memorias sobre la historia natural de la Isla d. Cuba I. Habana 1851. Im Auszug u. mit Anmerkungen von Fritz Müller im Zoolog. Garten 16, 1875, p. 291—297. Die erste Notiz Fritz Müller's über das dorsale Wachsschwitzen findet sich in einem Briefe an Darwin, veröffentlicht unter dem Titel: „Researches on Termites and Honey-Bees" in Nature, Febr. 19, Bd. 9, 1874.

2) Auf dem Zoologen-Kongress in Gießen zeigte Verfasser eine *Trigona* zwischen deren Rückensegmenten die Wachsschüppchen mit voller Deutlichkeit hervortraten.

3) Marshall, W., Die stachellosen Bienen Südamerikas. Leipz. Bienenztg., Heft 9, 1898.

4) Wahrscheinlich stützt Marshall sich auf den veralteten Bericht von Spinola aus dem Jahre 1840 (Observ. sur les Apiaires Méliponides. Ann. d. Sc. Nat.). An gleicher Stelle beschreibt Marshall folgendes: „Die Arbeiterinnen unserer Honigbienen bedienen sich zum Abheben der Wachsschüppchen einer Art von Dorn, der sich am vorderen Außenwinkel des ersten Fuß- oder Tarsalgliedes befindet. Die Meliponen haben keinen solchen Dorn aber sie haben dafür andere Einrichtungen, die ihn ersetzen." Durch diese Schilderung wird der Eindruck erweckt, als hätten die Honigbienen nur eine Art Dorn zu besagtem Zwecke. Die betreffenden Einrichtungen sind komplizierter Natur. Der Fersenhenkel des Unterschenkels oder Metatarsus (der Dorn Marshalls) hat eine breite mit scharfen Höckern oder Spitzen besetzte Greiffläche, dieser gegenüber am unteren Ende des Oberschenkels (der Tibia), befindet sich ein zierlicher Chitinkamm mit zahlreichen Zinken. Beides bewegt sich gegen einander wie eine Zange, die sogenannte Wachszange. Hiermit erfassen die Bienen die Wachslamellen.

von Kolbe[1]) findet sich folgende Stelle über das Wachsschwitzen der *Meliponinae*: „Bei manchen Arten von *Trigona* und *Melipona* kommen aber auch wenig entwickelte ventrale Wachsorgane vor (H. v. Jhering, Entom. Nachr. 1886. S. 184).“ In den Entom. Nachr. spricht Jhering aber nur eine Vermutung aus. Die Kolbe'sche Fassung lautet daher wohl zu bestimmt. Nachdem Jhering die dorsalen Wachsorgane besprochen, heißt es: „Wenig entwickelte ventrale Wachsorgane scheinen aber auch bei manchen Meliponen resp. Trigonen daneben noch vorzukommen.“ Eine irgendwie sichere Beobachtung liegt also nicht vor. Auch die allerneuste wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse über die *Meliponinae* durch Silvestri[2]), welcher 24 Arten systematisch und

Fig. 13.



Zellen von *Trigona silvestrii* Friese. 1/1.

Fig. 14 a.



Pollencylinder von *Trigona silvestrii* Friese. 1/1.

Fig. 14 b.



Honigtöpfe von *Trigona silvestrii* Friese. 1/1.

biologisch beschreibt, erwähnt nichts über Bauchschwitzer. Auch hier finden wir nur Rückenschwitzer. „La cera si raccoglie su lamine sottili intere sopra i tergiti dell' addome dal secondo al quinto compreso“ (p. 167).

Es dürfte demnach wohl feststehen, dass wir es bei den *Meliponinae* ausschließlich mit Rückenschwitzern zu thun haben[3]).

1) Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

2) Silvestri, Filippo. Contribuzione alla Conoscenza dei Meliponidi del Bacino del Rio de la Plata. Riv. Patol. Veget. Anno X. Portici 1902, mit 3 Tafeln.

3) Nach einer mir während der Drucklegung zugehenden brieflichen Mitteilung von Dr. v. Ihering in São Paulo, sind seine früheren Vermutungen, dass die Ventralsegmente in Frage kämen, beseitigt, er konstatiert mit Bestimmtheit, dass die Wachsabscheidung nur an den dorsalen Segmenten vor sich geht. So wäre diese Frage endgültig entschieden. Um so interessanter ist es, dass die Hummeln auch hierin eine Uebergangsstufe auffälliger Art einnehmen.

Das Wachsgebäude der Meliponinen. Der Uebergang von den wirr durch einander und über einander liegenden Zellen des chaotischen Hummelnestes zu den geordneten so oft das höchste Erstaunen hervorrufenden vollkommen regelmäßigen Wabenzellen erscheint ein sehr großer. Von besonderem Werte ist es daher in phylogenetischer Hinsicht, dass wir bei den Meliponinen äußerst interessante Uebergangsstufen finden. Während *Trigona timida* Silvestri, *Tr. Silvestrii* Friese, *Tr. cilipes* etc. noch runde, traubenförmig zusammenliegende Zellen zeigen (s. Fig. 13), finden wir nach Silvestri (l. c.) bei *Tr. subterranea* Friese bereits eine Auflösung der regellosen Masse in spiralig angeordnete Zellenflächen und bei den meisten übrigen Meliponen und Trigonen eine etagenförmige wagerechte Anordnung, wie wir sie bei den Wespennestern antreffen, nur dass sich bei den Meliponinen die Zellen nach oben öffnen. Auch Fritz Müller hat schon 1874 (Nature Vol. 9) das spiralige Ansteigen der Waben beobachtet.

Bemerken wir also bei einigen Arten noch eine gewisse Uebereinstimmung bezüglich des Zellenbaues mit dem der Hummeln, soweit die wirre regellose Anlage in Betracht kommt, so sehen wir z. B. bei *Tr. silvestrii* Friese noch weitere gleichartige Bildungen. Diese Art baut nämlich eigentümliche lange Cylinder zur Aufspeicherung des Pollens und kleine rundliche Töpfe für den Honig (s. Fig. 14a, b). Das Gleiche finden wir bei Hummeln z. B. bei *Bombus pomorum*, welche Art nach den Hoffer'schen Beobachtungen auch Cylinder für Pollen und rundliche Töpfe für Honig anfertigt.

Diese Behälter samt den Waben sind bei den meisten Arten von einem Schutzmantel aus harzigem Wachs umgeben, der aus zahlreichen gebogenen Blättern aufgebaut ist, so dass sich die Zwischenräume zwischen diesen Blätterlagen zu einem wahren Labyrinth gestalten. Auch bei den Hummeln haben wir ähnliche Schutzhüllen, wie Fig. 12 zeigte. Bei den Meliponinen dürfte die schwammartige Hülle einesteils als Schutz gegen die Feinde, wesentlich aber auch als Wärmekonservator dienen, da diese Tiere außerordentlich empfindlich gegen kühlere Temperatur sind; schon bei + 15° C. wird ihre Lebensthätigkeit sehr herabgestimmt. Die großen Behälter für Pollen und Honig, die meistens von gleicher Form sind, befinden sich je nach den verschiedenen Arten an verschiedenen Stellen neben dem eigentlichen Brutnest angeordnet.

In den Schutzmantel führt eine oft sehr lange hin und herziehende Wachsröhre, an deren Ende sich das Flugloch befindet. Dieser Kanal ist immer von Wächtern besetzt, die jeden Eindringling anfallen. Nachts wird das Flugloch hermetisch durch eine Wachswand geschlossen, aber häufig auch nur durch eine poröse

Schicht, durch deren feine Oeffnungen die Wächter ihre Antennen hinausstecken.

Da jede Fuge verkittet, auch das Wachs meist mit Harz vermischt wird, brauchen die Meliponinen — zumal bei ihrer rapiden Bauart — viel Propolis; es gelangt daher bei ihnen zur Aufspeicherung, was wir sonst bei keiner anderen Apidenart bemerken. Entweder zeigen sich in den Nestern kleine Blöcke von Propolis (Drory) oder es wird gar in besonderen Gefäßen niedergelegt, wie sie Silvestri erstmalig beschreibt und abbildet Fig. 15. Auch diese

Fig. 15.



Propolisgefäß von *Trigona subterranea* Friese. $^1/_1$.

Fig. 16.



Nestbau von *Trigona kohli* Friese aus einem Termitenbau entnommen.

Abbildung, wie die drei vorhergehenden, ist dem genannten Werke des trefflichen Forschers entnommen.

Die Nester der Meliponinen finden sich in hohlen Bäumen, unter der Erde, in Mauern oder sich frei auf Aesten erhebend und schließlich wie z. B. bei *Trigona kohli* Friese, *Tr. fuscipennis* Friese und *Tr. latitarsis* Friese in Symbiose mit Termiten[1]). Nach Silvestri ist es „assolutamente certo", dass diese Trigonen in die Termitenwohnung einbrechen und sich dort heimisch machen und nicht umgekehrt die Termiten über dem *Trigona*-Nest ihren

1) Silvestri, Filippo, Note preliminari sui Termitidi e Termitofili sudamericani, Bolletino d. Mus. d. Zool. ed Anat. comp. Nr. 419. Vol. 17. 1902.

Bau errichten. Fig. 16 zeigt uns den Nestbau von *Trigona kohli* Friese, wie Silvestri ihn aus einem Termitenbau (*Eutermes Rippertii*) entnommen. Wir bemerken zu oberst im Nest, die dicht über einander liegenden Zellenreihen (Waben) der *Trigona*, dann kommt eine plötzliche Unterbrechung dieser Reihen durch Termitengänge, darunter liegen wiederum die Waben, hierauf aufs neue in starker Ausdehnung Termitenbau und schließlich unten noch einmal kurze Zellenreihen der *Trigona*. Diese Symbiose dürfte sehr vorteilhaft für die Bienen sein, da ihr Bau auch den Schutz der zahlreichen Arbeiter und Soldaten der Termiten genießt, zugleich sparen sie viel Material beim Hausbau. Die Wohnung ist durch eine starke, zähe Propolisschicht vom Termitenbau abgesondert. Worin der Vorteil dieses Zusammenlebens für die Termiten besteht, ist schwer zu sagen. Da die Trigonen heftige Angreifer sind — wenigstens manche Arten — (s. weiterhin), so besteht hierin vielleicht auch ein Schutz für die Termiten. Seltsam ist es, dass auch bei den Meliponinen die Brutzellen, sowie sie einmal gedient haben, abgerissen werden; also genau wie bei den Hummeln. Bei *Apis mellifica* sehen wir dagegen, dass nur die Weiselzellen diesem phyletisch ursprünglichem Triebe verfallen, während alle anderen Zellen fortdauernder Benutzung unterliegen. Es ist hierin vielleicht ein Hinweis zu erblicken, dass die runden isolierten Königinnenzellen die phyletisch älteste Bauart darstellen, da sich allein an ihnen noch dieser alte Trieb offenbart und dass sich dieser Trieb nur erhalten hat, weil es sich bei der fortschreitenden Vervollkommnung des Bienenstaates zugleich als vorteilhaft für den Betrieb erwies, (der sich zwischen den engen, genau präzisierten Wabengassen abspielt), wenn die oft sehr zahlreichen, großen, die Wabengassen allzusehr verengenden Weiselzellen nach Gebrauch beseitigt wurden.

Die Brutpflege bei den Meliponinen. Wie früher schon kurz angegeben, ist von einer andauernden Fütterung der Larven keine Rede. Bei den Meliponen werden 3–4 Zellen fertiggebaut, bis $^{3}/_{5}$ mit Pollen gefüllt und darauf wird eine 1 mm hohe Schicht Honig darüber gebracht[1]). Nun kommt die Königin legt ein Ei hinein und die Arbeiterinnen schließen darauf die Zellen hermetisch mit Wachs. Bei den Trigonen werden eine größere Anzahl Zellen fertiggestellt und gefüllt, ehe die Königin mit der Eiablage beginnt. Der Prozess ist aber derselbe (s. S. 144).

In einem interessanten Bericht über ein lebendes *Trigona*-Völkchen in Deutschland macht Prof. Tomaschek[2]) folgende

1) Drory, Quelques observations l. c.

2) Tomaschek, Ein Schwarm der amerikanischen Bienenart *Trigona lineata* (?) lebend in Europa. Zool. Anz. II. 1879. p. 582—587; u. III. 1880 p. 60—65.

Angabe: „An der obersten noch vollkommen freiliegenden, unvollendeten Wabe sieht man die Königin bedächtig herumwandern, die neugebauten Zellen prüfend. Das Ei lässt sie in die neugebaute Zelle herabfallen. Gleich nach dem Ablegen des Eies taucht eine Arbeitsbiene in das Innere der Zelle, bringt Nahrungsstoff hinein und beginnt alsbald die Verschließung der Zelle." Ich glaube, dass hier ein Beobachtungsfehler vorliegt. Erstens wäre es einzig dastehend, wenn die Königin das Ei „herabfallen" ließe, anstatt es vorsichtig zu deponieren, zweitens ist es sehr unwahrscheinlich, dass der konpakte Futterbrei über das Ei gebracht wird und drittens widerspricht diese Beobachtung allen anderen bis jetzt gemachten. Entweder handelt es sich bei dieser Beobachtung um Eier, welche die Königin im Legedrange hat fallen lassen, wie das auch dem *Apis mellifica* Weibchen passiert, (sie hat die Eier nicht mehr „halten können") oder es hat seitens des Beobachters eine Verwechslung der Zellen stattgefunden, insofern als es sehr schwierig sein dürfte, bei der seitlichen Beschauung durch das Glasfenster des Beobachtungskastens und bei den sehr kleinen eng beieinanderstehenden Zellen, zu entscheiden, ob der Nahrungsvorrat in die Zelle gebracht wird, in die vermeintlich eben ein Ei gelegt wurde oder in die danebenstehende, in die erst ein Ei gelegt werden soll.

Die Entwickelung der Meliponinen bis zum Ausschlüpfen dauert im Durchschnitt anscheinend 36 Tage also beträchtlich länger als bei der Honigbiene (16 Tage für die W., 21 für die A., 24 für die M.). Die Volkszahl dürfte stets mehrere Tausende betragen und bei einigen Arten und zwar nur bei den Trigonen die Zahl zehntausend überschreiten[1]). Stets ist aber nur eine Königin im Volk, daneben aber oft viele jungfräuliche Königinnen (Hilfsweibchen?). Ob diese sich an der Eierlage beteiligen, ist ungewiss (s. weiterhin). Diejenigen, die es thun, scheiden für spätere Befruchtung aus, denn es ist allgemein bei den Insektenweibchen, dass, wenn sie jungfräulich in die Eiablage eintreten, sich der Trieb zur Begattung für immer verliert[2]).

Die Ausbildung typischer Arbeiterinnen. Haben wir also noch mancherlei Uebereinstimmungen mit den Hummeln, so sehen wir aber nunmehr, dass auf der Seite der Meliponinen ein Schritt vorwärts gemacht wird, der zu den eigenartigsten gehört, der uns bei der Betrachtung der Staatenbildungen begegnet, nämlich die Ausbildung von wirklichen den Nestbau und die Nahrungsversorgung allein ausführenden, anatomisch und morphologisch von der Königin verschiedenen, nicht mehr begattungsfähigen Arbeiterinnen und

1) Laut brieflicher Nachricht v. Jherings an Friese fand ersterer 5 Meter tief unter der Erde ein Trigonennest von gewaltigem Umfang, dessen Insassenzahl auf 100 000 geschätzt wurde.

2) s. a. Siebold, Beiträge l. c.

andererseits von Königinnen, welche sich lediglich auf die Eiablage beschränken und die ihre morphologischen und physiologischen Eigenschaften, welche sie vormals zu Allesschafferinnen stempelten, einbüßten. Diese Differenzierung ging Hand in Hand. Die Hauptveränderung liegt auf Seiten der Königin, die von ihrer Höhe herabsinkt, fast alle die ihr eigentümlichen Instinkte verliert und nur noch Eierlegemaschine ist, während die Arbeiterinnen alle Instinkte ihres früheren Weibchentums behalten, also die Bau- und Fütter- resp. Sammelinstinkte etc. und nur den Begattungstrieb einbüßen, dafür aber einige neue Instinkte hinzugewinnen, z. B. die „sogenannte Anhänglichkeit“ an die Stockmutter und die ganz besondere abweichende Pflege derselben[1]).

Ein solcher Schritt konnte nach meiner Ansicht nur gethan werden, wenn die solitäre Ueberwinterung der Königinnen aufgegeben wurde und das Volk als Ganzes überwinterte. Dadurch war die Königin nicht mehr gezwungen, im Frühling für die Existenz allein zu kämpfen und alle Arbeiten allein auf sich zu nehmen.

Auch hier müssen wir günstige äußere Verhältnisse, welche zu dieser Veränderung führten, heranziehen. Finden wir diese günstigen Bedingungen nicht in unseren Breiten, so vielleicht in den Tropen und in der That giebt es z. B. in Brasilien nach Jherings[2]) Beobachtungen soziale Wespen wie z. B. *Polybia*, *Tatua*, *Nectarinia* u. s. w., welche perennierende Staaten bilden, während bei uns die Wespen, bekanntlich stets im Herbste wie die Hummeln, über deren Staaten sie sich in sozialer Hinsicht wenig erheben, zu Grunde gehen und nur die befruchteten jungen Weibchen allein zur Ueberwinterung gelangen. Dadurch, dass nunmehr die Königin weniger in Anspruch genommen wurde, verlängerte sich ihre Lebenskraft, die Abnutzung trat nicht so schnell ein und aus den Weibchen mit ursprünglich einjähriger Lebensdauer wurden schließlich solche von zwei und mehrjähriger Existenz. Die Instinkte, die sich auf das Nestbauen, Füttern u. s. w. bezogen, kamen nunmehr immer seltener in Anwendung, da ständig zu jeder Jahreszeit zahlreiche Hilfsweibchen (Arbeiterinnen) zur Verfügung standen; so verkümmerten diese Triebe allgemach und wurden schließlich durch Selektion ganz ausgemerzt. Hand in Hand mit dieser Auslese ging, wie bemerkt, diejenige der Arbeiterinnen vor

1) Ich stehe hier also im Gegensatz zu Weismann, welcher der Ansicht ist, dass die Arbeiterinnen die meisten Instinktsveränderungen zeigen. Ich glaube nicht, dass sich diese Ansicht phylogenetisch verteidigen lässt. Auch die ähnlichen Angaben von Herbert Spencer, Grassi etc sind phyletisch kaum haltbar resp. unrichtig.

2) v. Jhering, H., Zur Biologie der sozialen Wespen Brasiliens. Zool. Anz. 19. Bd, Nr. 516, 1896.

sich. Es handelt sich hierbei meiner Ansicht nach, wie ich nochmals betone, nur um ganz geringfügige Abänderungen der Instinkte. Zweifellos war es im Kampfe ums Dasein vorteilhaft, wenn in der bezeichneten Richtung fortgeschrittene Königinnen allmählich durch Keimesvariationen Hilfsweibchen erzeugten, die mehr und mehr der Arbeitsteilung sich angepasst zeigten, bis schließlich solche Arbeiterinnen entstanden, wie wir sie in der höchsten Ausgestaltung bei der Honigbiene antreffen. Der neu sich ausbildende Instinkt — die soviel verherrlichte sogenannte „Liebe" der Arbeiterinnen zu ihrer Königin —, ergiebt sich als ein einfacher Selektionsprozess. Wie in einer früheren Schrift[1]) näher ausgeführt wurde, geht diese „Liebe" sogar so weit, dass in einem verhungernden Volke die Königin zuletzt stirbt, weil die Arbeiterinnen ihr Letztes der Königin geben. Nun ist es klar, dass die Völker die phyletisch stärkeren sein mussten, bei denen sich der Instinkt entwickelte, die Eierlegerin — also die Quelle der Existenz des Volkes — so lange wie möglich zu erhalten. In sehr trachtarmen Jahren mussten alle die Völker zu grunde gehen, welche diesen Trieb noch nicht erworben hatten, so wurde dieser Instinkt bei den Ueberlebenden allgemein herrschend. In gleicher Weise musste es sich im Kampf ums Dasein vorteilhaft erweisen, wenn die Arbeiterinnen den Instinkt gewannen, zu jeder Zeit des Jahres — abgesehen vom Winter — durch besondere Pflege (Zellenbau und Fütterung) eine Königin heranziehen zu können, um die an Altersschwäche gestorbene oder sonstwie verloren gegangene Königin zu ersetzen. Stirbt z. B. in einem Hummelneste die Königin während der Frühlingsmonate, so ist die Kolonie dem Untergange geweiht, da die Arbeiterinnen wohl Eier legen, aus denen sich jedoch nur Männchen entwickeln; sie haben aber nicht die Fähigkeit durch besondere Behandlung der etwaig noch von der alten Königin vorhandenen befruchteten Eier eine Königin aufzuziehen, wie *Apis mellifica* es vermag. Je früher im Jahre ferner durch Naturzüchtung der Instinkt sich regte Männchen zu erzeugen, um die Ersatzkönigin begatten zu können, je vorteilhafter musste es für den Fortbestand der Kolonie sein und so sehen wir denn auch bei den höchststehenden Apiden die Drohnen schon im Mai erscheinen, während man sie bei den Hummeln bei uns erst gegen den Herbst antrifft[2]).

1) Sind die Bienen Reflexmaschinen? l. c.

2) Dass sich die Hummelkolonien dennoch bis heutigen Tages gehalten haben und den Kampf ums Dasein bestanden, obgleich ihnen so vieles mangelt, was wir bei den höheren Staatenbildungen finden, liegt an der besonders robusten Natur der Hummel, wenn ich so sagen darf. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, ihre Kraft und Größe lässt sie selten unterliegen. Hier hat Naturzüchtung sich auf anderem Wege geholfen.

Die allmählich entstehende Fähigkeit zu jeder Zeit eine Königin aufziehen zu können neben der frühen Aufzucht von Männchen, führte nun bald zu Konflikten, die ihre jedesmalige Lösung in eigentümlichen Vorgängen finden.

Das Problem des Schwärmens. Beim Versuche, dieses schwierige Problem phylogenetisch aufzuklären, gewinnen wir einen gewissen Stützpunkt in der Betrachtung solcher sozialen Insekten, die in einigen Gegenden einjährige Lebensdauer besitzen, in anderen aber zur mehrjährigen übergegangen sind, wie es bei den eben erwähnten Wespen der Fall ist.

Sehr interessant ist es nun, dass diese perennierend gewordenen brasilianischen Wespenstaaten auch das Schwärmen zeigen. v. Ihering beobachtete, dass neue Nester nicht von einer Königin allein (wie bei uns), sondern von einem kleinen Schwarme begonnen wurden. Leider fehlt noch jede Beobachtung darüber, ob diese Wespenschwärme nur ein Teil des alten Volkes waren, ob die alte oder eine junge Königin mitgezogen oder ob eine ganze Kolonie einfach ihren Platz wechselte.

Das Schwärmen hat meines Erachtens nicht nur seinen Grund in den oben angedeuteten Konflikten, die durch die Anwesenheit zweier Frauen in einem Hause hervorgerufen werden, es kommen hier noch andere Umstände in Betracht, denn es ist wohl einleuchtend, dass nicht die Anwesenheit eines zweiten Weibchens allein ursprünglich ein plötzliches Ausschwärmen eines Teiles des Volkes bedingt haben kann, wie wir es heutzutage bei der *Apis mellifica* sehen. Der Wanderinstinkt musste schon vorher vorhanden und im Volke erst phylogenetisch allmählich entstanden sein. Verschiedene Ursachen werden an seiner Entstehung gearbeitet haben, sehen wir doch auch, dass verschiedene Reize ihn zur Auslösung bringen. So wandert ein Volk der *Apis mellifica* aus wegen Hunger, wegen verdorbenen Baues, übler Gerüche, und wenn es keine Zellen zur Aufspeicherung des Honigs zur Verfügung hat u. s. w., oder die *Apis dorsata*-Kolonie verlässt ihre Wabe, weil in der Umgegend keine Nahrung mehr zu finden ist und siedelt sich dort wieder an, wo Tracht vorhanden ist. Aus diesem Abziehen des ganzen Volkes, aus diesem Schwärmen der ganzen Gemeinschaft dürfte sich das Teilschwärmen, das teilweise Abziehen des Volkes mit einer jungen oder auch mit der alten Königin erst entwickelt haben, weil, wie gesagt, der Instinkt des Wanderns, des Fortziehens unbedingt schon früher vorhanden gewesen sein muss. Soweit unsere Beobachtungen reichen, die freilich noch recht spärlich sind, sehen wir denn auch bei den weniger hoch entwickelten Kolonien, das typische Schwärmen der *Apis mellifica* anscheinend noch nicht entwickelt, das Schwärmen dieser Völker erinnert noch mehr oder minder ganz an ein Fortwandern,

an ein Umlogieren. Ich gehe bei Besprechung der verschiedenen Arten näher darauf ein.

Die Bauten der Wespen in Brasilien dürften in ihrer Anlage, ehe sich perennierende Staaten bildeten, mehr denen unserer Wespen geglichen haben, insofern als auch sie nur für die Dauer eines Jahres berechnet waren, wenn ich mich so ausdrücken darf. Baumaterial und die ganze Anlage[1]) eigneten sich schlecht zur Ueberwinterung, es gesellte sich der vielfach angetroffene Instinkt hinzu, jede Zelle nur einmal zu benutzen, so war es geradezu eine Notwendigkeit, dass das Volk zu gewisser Zeit abzog und sich eine neue Wohnung gründete. Somit war mit dem perennierendwerden auch zugleich der Anfang des Wanderinstinktes gegeben. Aber auch die Lebensdauer der Königin war ursprünglich nur auf die Spanne eines Jahres bemessen. Wir sehen heute noch, wie ich hier wiederholen muss, jede Hummelkönigin bereits im August oder Anfang September alt und abgearbeitet fast flugunfähig dem Tode verfallen. In solchen zur Ueberwinterung sich anbequemenden Völkern ist daher sicherlich eine junge Königin an die Stelle getreten. Nun musste der Fortschritt in der Differenzierung der Volksgenossen ein schneller sein, denn die Königin entschlug sich, wie schon geschildert, sehr bald der aufreibenden Anstrengungen, die ihren Vorfahren die Lebenskraft verkürzte, überließ alles den Arbeiterinnen und wurde lediglich Fortpflanzungsapparat. Durch diese Vorgänge musste sich also auch die Kaste der Arbeiterinnen mehr und mehr so ausgestalten, dass sie schließlich nur sterile Allesschafferinnen umfasste.

Bei den Meliponinen sehen wir nun erstmalig die besondere Differenzierung der Volksgenossen in Gestalt der typischen Arbeiterinnen, wodurch sich diese Gemeinschaft schon sehr dem *Apis mellifica*-Staate nähert, aber biologisch bleibt noch ein ursprüngliches Merkmal bestehen. Haben wir nämlich bei den Hummeln keine eigentlichen Arbeiterinnen, sondern im Grunde genommen nur jungfräuliche Weibchen (Hilfsweibchen) und ein befruchtetes Weibchen, so finden wir auch bei den Meliponinen stets noch eine Anzahl jungfräulicher Weibchen neben den Arbeiterinnen, die friedlich in der Gemeinschaft hausen und durchaus keine „Eifersucht“ bei der Königin erwecken, wie das der Fall ist bei der *Apis mellifica*. Drory beobachtete bis 30 solcher jungfräulicher Weibchen in einer *Melipona*-Kolonie. Es scheint, dass diese Weibchen auch Eier legen, aus denen dann parthenogenetisch die Männchen entstehen würden wie bei den Hummeln und Wespen. Hierauf deutet auch der Umstand hin, dass die Männchen bergenden Zellen sich in nichts von den anderen Zellen unterscheiden und regellos zwischen der

1) z. B. Befestigung des Baues an einem Blatte. Vgl. Möbius l. c.

Arbeiterinnenbrut verstreut stehen. Möglich und mir wahrscheinlich ist es allerdings auch, dass die Königin Männcheneier legt, aber es entsteht dann die schwierige Frage, welcher Reiz löst bei ihr den Instinkt aus, ein unbefruchtetes Ei abzulegen, da die besondere Zellenform diesen Reiz nicht bewirken kann, wie bei der *Mellifica*, wo die Drohnenzellen so viel größer sind. Nun sind aber nach Fritz Müller[1]) bei den Meliponen alle Zellen gleich, einerlei ob aus ihnen Drohnen, Arbeiterinnen oder Königinnen hervorgehen. Es entsteht also die weitere Frage, wie wird das Erscheinen von Königinnen bewirkt, da die Arbeiterinnen vor der Eiablage die Zellen mit Nahrung füllen! und das Ei vollkommen indifferent ist, d. h. aus ihm ebensogut eine Arbeiterin als auch eine Königin entstehen kann, je nach den äußeren Umständen. Welche äußeren Umstände bewirken nun die Differenzierung? Dass hier selbstverständlich nicht die Idee aufkommen kann, die kürzlich hinsichtlich der Fortpflanzungsvorgänge bei der *Apis mellifica* soviel Staub aufgewirbelt hat, dass nämlich alle drei Kasten aus befruchteten Eiern hervorgingen und der Speichel der Arbeitsbienen das Geschlecht bestimme, das unterliegt wohl keinem Zweifel. Wir sehen bei allen sozialen Apiden dieselben Gesetze der Parthenogenesis walten, so weit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, d. h. wir sehen, dass die Eier, die unbefruchtet bleiben, stets Männchen liefern. Dass diese Männcheneier zum mindesten bei der Honigbiene thatsächlich unbefruchtet sind, dafür sind die wissenschaftlichen Beweise mit aller Klarheit erbracht[2]). In einem zusammenfassenden Artikel gab ich das Für und Wider der ganzen Streitfrage und ich gestatte mir, darauf zu verweisen[3]). Dass auch für die Wespen wohl zweifellos dieselben Verhältnisse vorwalten, geht aus der Paul Marchal'schen Arbeit „La reproduction et l'évolution des Guêpes soziales". Arch. d. Zool. exp. et gén. (3), IV, 1896, p. 1—100; 8 fig.) mit genügender Sicherheit hervor. Die ganze sonderbare Bespeichelungstheorie kommt für die Meliponen auch schon deswegen garnicht in Frage, weil die Arbeiterinnen das abgelegte Ei nach den genauen Beobachtungen von Drory (s. S. 144 dieses Artikels) überhaupt nicht berühren und die Zelle nach der Eiablage sofort vollkommen geschlossen wird. Bei der Honigbiene findet man die äußeren Umstände, welche die Differen-

1) Müller, Fritz, Die Königinnen der Meliponen Kosmos, Zeitschr. f. einheitl. Weltanschauung, 3. Jahrg., 1879, p 228.

2) Vergl. Paulcke, Wilhelm, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. Anat. Anz. v. 5. Okt., 16. Bd., Jena 1899; Weismann, Aug., Ueber die Parthenogenese der Bienen; ebenda 18. Bd., 1900; ebenda 19. Bd.. 1901; Petrunkewitsch, Al., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., 14. Bd., 4. Heft, 1901.

3) v. Buttel-Reepen, Die Parthenogenesis bei der Honigbiene, Natur u. Schule, 1. Bd., 4. Heft, 1902.

zierung bewirken, darin, dass jede Kaste in einer besonderen Zellenart einen anderen Futterbrei erhält[1]). Hier löst die für jede Kaste verschiedene Form und Größe der Zelle andere Reflexe aus und der Instinkt weist die Arbeiterinnen an, in die männliche Zelle den männlichen Futterbrei, wenn ich mich so ausdrücken darf, zu gießen, in die weibliche den weiblichen u. s. w. Diese Nahrungsreize geben dann, soweit die befruchteten Eier in Betracht kommen, den Anlass zur Auslösung der schlummernden Anlagen. Wie aber ist es bei den Meliponen damit bestellt? Es ließen sich allerhand Theorien aufstellen, aber die ganzen Verhältnisse sind so wenig bekannt, dass man nur sagen kann, dass hier die Forschung vorerst kräftig einzusetzen hat, bevor eingehendere Erklärungsversuche, die einigermaßen Hand und Fuß haben, beginnen können.

Besonders interessant ist es, dass bei manchen oder wahrscheinlich wohl bei allen Trigonen sich schon große Zellen für die Königinnen (Weiselzellen) finden, wie sie Fig. 17 zeigt.

Fig. 17.



Arbeiterinnenzellen und Königinzelle von *Trigona ruficrus* (Latr.) Jurine. Nach Sylvestri. 1/1.

Auch das Schwärmen der Meliponinen steht anscheinend noch auf einer biologisch niedrigeren Stufe. Ein Auszug der alten Königin, wie wir ihn bei *Apis mellifica* sehen, kann wegen des enorm angeschwollenen Leibes und der bei alten Königinnen stark zerschlissenen Flügeln nicht in Frage kommen. Es dürften daher hier, Sicheres ist noch nicht bekannt, nur die jungen Königinnen eine neue Kolonie begründen. Die Beobachtung von Peckolt[2]), der die *Trigona ruficrus* schwärmen gesehen hat, „just like the european honey-bees“, halte ich umsomehr der Bestätigung für würdig, als dieses Schwärmen vor sich gegangen sein soll „during a thunder-storm“! und dann, weil sonst niemand ein Schwärmen dieser Art jemals beobachtet hat, ferner aus dem oben angegebenen Grunde. Gronen[3]) schreibt: „Goudot hat trotz

1) Die Honigbiene füttert nicht Honig, wie merkwürdigerweise noch oftmals angenommen wird, sondern einen schneeweißen, geléeartigen Futterbrei, der nach der einen Ansicht (Schiemenz, Paul, Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, . . . Zeitschr. f. wiss. Zool., 38. Bd., 1883) ein Sekret der Speicheldrüsen ist, (also wie bei den Termiten), nach der anderen Chylus aus dem Chymusmagen (Schönfeld, P., Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. 1897) Erst in vorgeschrittenen Stadien erhalten die Arbeiterinnen und die Drohnen etwas Honig resp. Honig und Pollen dem Futterbrei zugemischt.

2) Smith, Observ. on the economy of Brasilian Insects-from the Notes of Mr. Peckolt. Transact. entom. soc. London, 1868 p. 133—135.

3) Gronen, Damien, *Trigona fulviventris*, Stettin entom. Zeitg. 43, p. 110—113, sowie: Zur Naturgesch. d. Meliponiden, Zoolog. Garten, 22, 1881, p. 330—333.

langem Aufenthalt in einem meliponenreichen Lande nie eines Schwarmes ansichtig werden können und die befragten Eingeborenen konnten (oder wollten) ihm keine Auskunft geben. Nur ließ sich feststellen, dass eine noch unbeschriebene der *Tetragona elongata* Lep. und *T. angustata* ähnliche Art die einzige war, die man zuweilen aus dem Walde in die Dörfer gebracht und in Körbe gethan hat. Gewöhnlich siedelt sie sich darin ohne Schwierigkeit an, aber nach einiger Zeit — vermutlich wenn alle mitgebrachten Larven ausgewachsen sind —, sucht der ganze Stock wieder das Weite."

Als einzige sichere Beobachtung bis heutigen Tages ist also nur das Fortwandern des ganzen Volkes konstatiert und wahrscheinlich erscheint es, dass die Gründung neuer Kolonien — also das eigentliche Schwärmen — durch die jungen Königinnen mit teilweisem Abzug des Volkes erfolgt.

In vielen Gegenden musste es sich jedoch, z. B. wegen Anwesenheit zahlreicher Feinde als ungeeignet erweisen, wenn junge, noch unbefruchtete Königinnen mit dem Volke auszogen, da solche Königinnen auf dem Hochzeitsfluge gar zu leicht den Feinden zum Opfer fielen. Hier musste Naturzüchtung entweder zur Vermehrung der Weibchen schreiten, wie wir es z. B. bei anderen Hymenopteren — den Ameisen — sehen, wo trotz der großen Menge die allermeisten auf dem Hochzeitsfluge dem Verderben anheimfallen und verhältnismäßig nur sehr wenige zur Gründung eines neuen Nestes schreiten können, oder aber es musste die befruchtete alte Königin die Fähigkeit gewinnen, mit dem Volke resp. Schwarme auszuziehen und das alte Nest der jungen Nachfolgerin überlassen. Ging dann im alten Neste das junge Weibchen auf dem Begattungsfluge verloren, so besaßen doch die Bienen in der noch von der alten Königin vorhandenen Brut genügend Material, um diverse neue Königinnen aufzuziehen.

So haben dann Selektionsprozesse bei den höchsten Apiden, zum mindesten mit Sicherheit bei den *Apis mellifica*-Arten, zu der anderen Weise der Vermehrung der Völker (also Auszug der alten Königin) geführt[1]), und nur die „Nachschwärme" der Honigbiene haben junge Königinnen. (Vgl. Sind d. Bienen Reflexm. p. 11 u. 28.)

Dass die Arbeitsteilung bei den Meliponinen noch nicht die höchste Stufe erreicht hat, sehen wir auch daran, dass, wie schon erwähnt, die Männchen, die bei der Honigbiene nur noch der Begattung dienen, hier auch noch beim Nestbau mit thätig sind und

1) In eigentümlicher Weise ist der Selektionsprozess bei den Termiten in dieser Richtung thätig gewesen. Es schwärmen nämlich einige Termitenarten nur noch bei Regenwetter oder bei Nacht, da sie nur auf diese Weise ihren zahlreichen Feinden — namentlich den Vögeln — entgehen. Vgl. Silvestri, Ergebnisse biol. Studien an südam. Termiten. Allg. Ztg. f. Entom. Nr. 9, Neudamm 1902.

noch tapfer Wachs schwitzen und zwar ebenfalls auf dem Rücken [1]). Wir dürfen hier also noch nicht von den sprichwörtlich gewordenen „faulen Drohnen“ reden. Bei anthropomorphosierender Auffassung der Tierwelt ist es freilich ein etwas unbequemer Gedanke, annehmen zu müssen, dass diese „faulen Drohnen“ dennoch entwickelungsgeschichtlich eine höhere Stufe bedeuten.

Soziale Instinkte bei den Meliponinen sind bereits in reichem Maße ausgebildet, wie schon aus manchen der im vorstehenden angeführten biologischen Verhältnissen ersichtlich ist. Merkwürdig und höchst interessant ist der Verkehr der Arbeiterinnen mit der Mutterbiene. Drory [2]) giebt hierüber eine anschauliche Schilderung, in die freilich eine Fülle der höchsten menschlichen Gefühle hineinverwebt ist, die aber gerade dadurch uns näher tritt. Ich gebe nachstehend eine Uebersetzung. „Wenn die Arbeiterinnen den Bau der Zellen beginnen, kommt die Mutter oft, um die Arbeiten zu inspizieren. Befindet sie sich dicht bei den Arbeitern, welche nach links und nach rechts laufen, halten diese plötzlich im Laufen ein und verneigen sich vor der Mutter, welche jeden Augenblick ihre Flügel heftig bewegt. Sie berührt mit ihren Antennen während einiger Augenblicke den Kopf der Arbeiter, als wenn sie ihren Segen geben wollte. Es ist wirklich erstaunlich, zu sehen, mit welchem Respekt, mit welcher Liebe und mit welcher Sorge die Arbeiter ihre Mutter umgeben! Die Honigbienen nehmen auch Rücksicht auf ihre Königin, aber die Meliponen scheinen noch mehr Zuneigung und noch mehr Respekt zu besitzen. Sobald drei oder vier Zellen beinahe fertig gestellt sind, klettert die Mutter mit sichtbarer Mühe auf diese Zellen und ruht darauf, indem sie sich mit den Beinen an den Zellenwänden festhält und den Hinterleib herabhängen lässt. Während sie von Zeit zu Zeit ihre Flügel schüttelt, beobachtet sie aufmerksam die Vollendung der Zellen, indem sie mehrfach die Arbeiter mit den Antennen berührt, dieses Mal vielleicht um sie zu encouragieren.“

„Sobald die erste Zelle fertig ist, taucht die Mutter Kopf und Brustkasten hinein, um die Arbeit zu prüfen. Sie macht diese Inspektion plötzlich, als wenn eine Melipone ihr das Zeichen der

1) Ich möchte hier nur kurz an folgende Aeußerung von Romanes erinnern (Die geistige Entwickelung im Tierreich. Leipzig 1885, p. 425): „Was die Frage betrifft, warum so viele Drohnen (bei der *A. mellifica*) vorhanden sind, dass ihre Abschlachtung notwendig wird, so vermute ich, dass die Männchen bei den Vorfahren der Korbbiene als Arbeiter von Nutzen gewesen sein möchten. Vielleicht sind die Drohnen übrigens auch jetzt noch als Wärter der Larven nützlich, wenigstens versichert mir ein erfahrener Bienenzüchter, dass er dies entschieden für richtig halte“. Diese letztere Annahme ist unrichtig.

2) Drory, Quelques observations l. c. Ich bemerke, dass Drory mit der Bezeichnung „Meliponen“ stets — wenn nicht anderes bemerkt ist — die beiden sehr ähnlichen Arten Meliponen und Trigonen begreift.

Vollendung gegeben hätte. Nun kommen fünf oder sechs Meliponen, die nicht beim Bau beschäftigt waren, und stellen sich vor der Mutter auf. Eine dieser bewegt sich vorwärts und die Mutter berührt sie mit den Antennen; darauf, als wenn sie die Erlaubnis erhalten hätte, taucht die Arbeiterin ihren Kopf in die vollendete Zelle und verweilt ca. 15—20 Sekunden; dann zieht sie sich so schnell zurück, dass man kaum verfolgen kann, wohin sie läuft[1]). Diese schnelle Entfernung hat den Zweck, den anderen zu gestatten, so schnell als möglich dieselbe Arbeit vorzunehmen. Von Zeit zu Zeit unterbricht die Mutter den fortwährenden Wechsel der Nahrungbringenden und taucht selbst den Kopf in die Zelle, um den Fortschritt zu konstatieren; darauf geht die Arbeit wieder weiter vor sich: aufs neue folgen sich die Arbeiter und führen das gleiche Manöver aus, aber keine Melipone geht vorwärts, um den Kopf in die Zelle zu stecken, ohne nicht vorher die Erlaubnis der Mutter erhalten zu haben" („sans en avoir reçu la permission de la mère").

„Dieses merkwürdige Schauspiel des Heranbringens der Nahrung für die Larve dauert ungefähr 3—4 Minuten."

Ueber die Art der Füllung wurde schon in dem Abschnitt — Die Brutpflege bei den Meliponinen — das Nötige angegeben.

Ueber die Eiablage heißt es dann weiter bei Drory: „Die Mutter verlässt nun ihre bisherige Position und besichtigt noch einmal die Zelle auf das Genaueste. Darauf führt sie die Spitze ihres Abdomens in die Mündung der Zelle und verharrt so ungefähr 30 Sekunden, indem sie mehrfach ihren Hinterleib nach rechts und nach links bewegt; dann erhebt sie sich, dreht sich um, um das abgelegte Ei anzusehen und geht dann nach einer anderen Zelle."

„Inmitten der verlassenen Zelle findet sich ein Ei, vertikal auf der festen Pollenschicht. Das Ei schwimmt sozusagen in der auf dem Pollen befindlichen dünnen Honigschicht. Das Ei ist sehr groß. Es hat ungefähr 3 mm Länge und $1^1/_4$ mm Dicke."

„Sobald das Ei gelegt ist und die Mutter die Zelle verlassen hat, stürzt sich eine Melipone, welche auf diesen Moment gewartet hat, auf die Zelle und beginnt die Bedeckelung. Sie führt die Spitze ihres Hinterleibes in die Mündung der Zelle, ohne indessen das Ei zu berühren, und dreht sich fortwährend in der Zelle herum, indem sie in die Ränder der Zelle beißt, die leicht nach innen umgebogen sind. Sie nimmt bei dieser Arbeit schließlich eine so gekrümmte Stellung ein, dass man den weißen Muskel, welcher Kopf und Bruststück verbindet, sehen kann. Dabei plattet sich der Rand der Zelle mehr und mehr ab."

---

1) „Wahrscheinlich läuft sie schnell zum Magazin, um von neuem Vorräte heranzuholen. Dr."

„Mit dem Abdomen, dessen Ende immer in der Zelle bleibt, scheint sie den Gegendruck gegen das Arbeiten ihrer Mandibeln an dem Deckel auszuüben.“ (Sie presst ihn also von innen gegen den Deckel. v. B.) „Sie imitiert den Kesselschmied, welcher nietet, während sein Gehilfe den Gegendruck ausübt. Die Mündung der Zelle wird immer enger, die Melipone muss daher nach und nach ihren Hinterleib herausziehen. In dieser Stellung ist sie so gekrümmt, richtiger gefaltet (repliée sur elle-même), dass man jeden Augenblick fürchtet, ihr Kopf würde sich vom Halse trennen. Schließlich kommt der Moment, wo sie ihre Arbeit in dieser Stellung nicht mehr fortführen kann. Sie zieht daher ihr Abdomen vollständig heraus und vollendet den Schluss des kleinen verbleibenden Loches mit den Mandibeln und den Vorderbeinen. Die ganze Arbeit wird in demselben Zeitraum gemacht, welchen die Mutter braucht, um das Ei zu legen.“ Soweit Drory! Der umgebogene Rand der Zelle dürfte aus einer verhältnismäßig sehr dicken Wachslage bestehen, so dass also nur ein Verdünnen, ein Ausziehen stattfindet. Ich glaubte, diese Schilderung geben zu sollen, da sie die einzige ist, welche wir von diesen Vorgängen besitzen, und die Drory'sche Arbeit bisher so gut wie unberücksichtigt geblieben ist. Die wertvolle und interessante Darstellung zeigt die genaue Beobachtung des von dem anziehenden Treiben entzückten Forschers.

Da sich der Stoff nicht gut trennen ließ, ist in den Abschnitt über die sozialen Instinkte die Schilderung der Eiablage eingeschoben, wir haben aber zum ersten noch einiges zu berichten.

Die Waffen der Meliponinen. Bei den *Meliponinae* sehen wir die gemeinsame Bewachung der Wohnung in besonders auffälliger Weise ausgeprägt, ich erinnere an den langen Flugkanal und seinen Verschluss u. s. w. Es liegt nahe, zu glauben, weil diesen Tieren der Stachel fehle, sei besondere Sorgfalt in der Behütung des Heims notwendig, aber diese Bienen haben andere höchst unangenehme Waffen. Drory[1]) sagt hierüber: „Sie fahren dem sich Annähernden fast zu Hunderten sogleich in die Haare und summen und beißen, wobei sie ihren braunen Speichel fließen lassen, welcher einen sonderbaren, nicht gerade übel riechenden, aber penetranten, etwas aromatischen Duft verbreitet. Der so Angegriffene hat nichts anderes zu thun, als sich schnell in ein Gebüsch zurückzuziehen und sich die Haare zu kämmen. Der Biss der beiden von mir beobachteten Meliponenarten ist durchaus nicht schmerzhaft, nur ist das Kitzeln äußerst unangenehm. Nicht so ist es mit *Trigona flaveola*. Obgleich bedeutend kleiner, ist sie doch viel gefährlicher. Ihr Geruch ist um vieles stärker und unange-

1) Drory, Eichstädt. Bienenztg. 1874 l. c.

nehmer; bei mir rief er jedesmal Schwindel und Unwohlsein, welches oft Erbrechen zur Folge hatte, hervor. Die Bisse sind zwar kaum fühlbar; allein nach einigen Stunden beginnt ein Brennen und Jucken, was durch nichts gelindert werden kann. Rote Flecken entstehen an den Bisswunden, und am anderen Tage hat man an jeder solchen Stelle eine erbsengroße Wasserblase von einem hochroten Rande umgeben. Die Blase vergeht schnell, jedoch die Röte der Haut bleibt wochenlang."

Hinsichtlich der Reinlichkeit stehen die Meliponinen ebenso wie die Hummeln auf einer niedrigeren Stufe als *Apis mellifica*. Sie legen verschiedene Abfallstellen in ihrer Wohnung an, „Dungstätten", deren Geruch sie nicht zu inkommodieren scheint.

Ihr Honig ist stark aromatisch und nicht von allen Arten genießbar. Die Eingeborenen treiben Handel damit, doch ist die Ausbeute stets eine sehr geringe.

Nachdem wir so in großen Zügen einen Eindruck von der phylogenetischen Höhe des Meliponinenstaates gewonnen, finden wir ein biologisches Uebergangsglied von den *Meliponinae* zur *Apis mellifica* in der Staatenbildung der *Apis dorsata*.

Apis dorsata. Diese große indische Biene, die größte der echten Apisarten, baut eine einzige oft 1 m lange Wachswabe frei an den Aesten der Baumriesen in den Urwäldern Indiens, oder unter Felsvorsprüngen, in Säulengängen der Villen oder in den indischen Götzentempeln. Die Arbeiterinnen haben die Größe der Königinnen von *Apis mellifica*. Besonders auffällig ist es, dass die *Dorsata* nur einerlei Zellen anfertigt. Drohnen und Arbeiterinnen und — soviel wir wissen — auch die Königinnen entstehen in gleich großen Zellen. Hier ist demnach in dieser Hinsicht biologisch noch dieselbe Stufe wie bei den Meliponen; wir haben hier also das *Melipona*-Stadium von *Apis*.

Im übrigen klafft hier eine große Lücke, wenigstens soweit der Wabenbau in Betracht kommt. *Apis dorsata* baut bereits die typische zweiseitige Wabe aus reinem Wachs, die eine erstaunliche Oekonomie des Materiales darstellt. Diese Oekonomie musste eintreten, als eine Apidenart sich darauf beschränkte, nur aus selbst Erzeugtem zu bauen, also nicht mehr Harze oder erdige Bestandteile oder organisches Hilfsmaterial (wie Holzfasern, Gräser, Blätter u. s. w.) mit zu verwenden. Da Wachserzeugung stets eine große Nahrungsmenge voraussetzt (rechnet man bei *Apis mellifica* doch 10—14 Kilo Honig zur Erzeugung von einem Kilo Wachs), so ist diese Abänderung wohl erstmalig in Gegenden vor sich gegangen, die Nahrungsüberfluss darboten. Die Wachserzeugung wurde dadurch so unterstützt, dass schließlich das alleinige Bauen mit Wachs zur herrschenden Bauweise gedieh. Sahen wir innerhalb einer Gattung (bei den Trigonen) schon eine mehr ökonomische Ausnutzung

des Materiales durch Aneinanderreihen der Zellen zu einer Wabe, so dass die Zellen also gemeinsame Wände hatten, so bedürfen wir weiter einer bis jetzt wenigstens hypothetischen Bienenart, welche die Bauart der Meliponinen — nämlich nach oben gerichtete Zellen — mit der Bauart der meisten europäischen Wespen — nach unten gerichtete Zellen — vereinte. Damit war die zweiseitige Wabe gegeben, die zugleich eine vertikale Lage (die Zellen also horizontal) bei solchen Bienen annehmen musste, die Honig in diese Zellen sammelten, da sonst ein Ausfließen stattfand[1]). Ueber die vermeintliche Kunstfertigkeit dieser Bauart die auf eine scheinbare, hohe Intelligenz der Bienen hinweist, habe ich mich an anderer Stelle ausführlich verbreitet. Ich brauche daher nur zu erwähnen, dass lediglich mechanische Prinzipien (Druckverhältnisse) in Frage kommen[2]).

Fig. 18 zeigt uns eine Wabe der *Apis dorsata*[3]). Das Original hatte nach Friese eine Breite von $50^{1}/_{2}$ cm und eine Länge von $31^{1}/_{2}$ cm. „Die einzelnen Zellen haben 5 mm im Durchmesser, bei 15 mm Tiefe; die Honigzellen (links oben) werden bis zu 34 mm Tiefe verlängert. Die Wabe weist daher bei den Honigzellen 68 mm Dicke, bei den Arbeiterinnen-Zellen 31 mm Dicke auf. Das Wabenstück der Abbildung enthält ca. 12000 Zellen, von denen ca. 600 zu Honigzellen verlängert wurden. Eine große, ausgebildete Wabe von 1 qm Fläche dürfte also 70000 Zellen enthalten."

Dürfen wir von der Gleichartigkeit der Zellen auf die biologischen Vorgänge schließen, so setzen hier dieselben Erwägungen ein, wie bei den Meliponen näher angegeben. Auch hier sehen wir also wahrscheinlich noch den ursprünglichen Zustand, dass die

1) Eine Wespenart — *Polistes* — baut ganz abweichend von anderen sozialen *Vespidae* annähernd horizontal liegende Zellen. Vom größeren phyletischen Standpunkt aus musste diese Bauart auf Honigaufspeicherung hindeuten, was freilich eine Anomalie voraussetzt, da keine der heimischen Vespiden Honig ansammelt. Ich konnte nun aber am Rothenstein im Saalethal in unzweifelhafter Weise konstatieren, dass die *Polistes gallica* var. *diadema* Honig aufspeichert. v. Siebold, der gründliche Kenner der Biologie von *Polistes gallica* soll nach Paul Marchal, der das Gleiche beobachtet hat, nichts hierüber erwähnen: „Siebold, qui n'aurait pas manqué de rapporter le fait, s'il l'avait observé, et qui a poursuivi pendant plurieurs années l'évolution d'un grand nombre de nids, n'en fait aucune mention." (Observations sur les Polistes. Bull. Soc. Zool. de France 1896, p. 19.) Diese Angabe ist unrichtig. Auf S. 31 seiner „Beiträge zur Parthenog. der Arthropoden, Leipzig 1871, sagt Siebold: „Es tragen nämlich diese Wespen auch Honig ein" etc. und verbreitet sich ausführlich — auch unter Erwähnung früherer französischer Beobachter — über diese Thatsache. Nach Siebold dient der Honig aber nur zur Ernährnng der Imagines, die Larven erhalten nur animalische Kost. Ich kann diese Ansicht nur bestätigen.

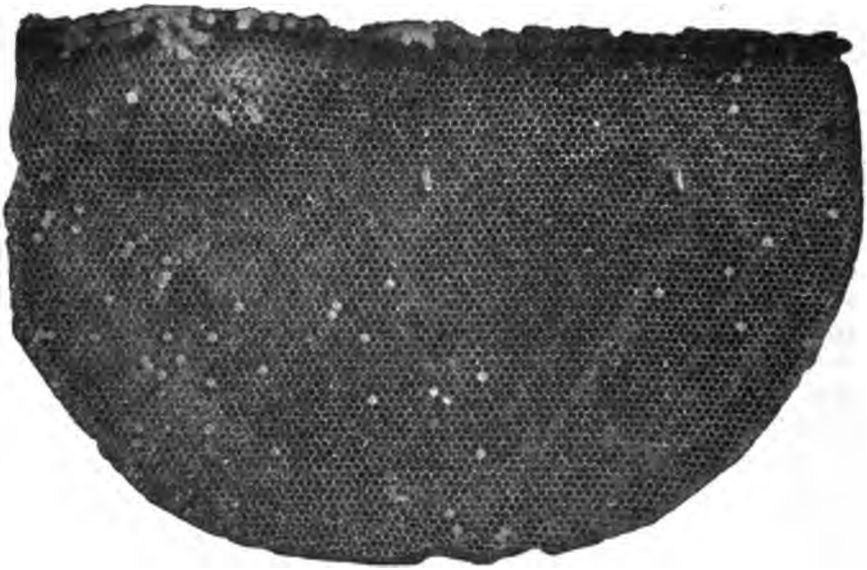
2) Sind die Bienen Reflexmaschinen? l. c.

3) Entnommen dem Artikel von Friese: Ueber den Wabenbau der indischen Apisarten, Allgem. Zeitschr. f. Entomol., Nr. 10/11, Bd. 7, 1902, p. 198—200.

Arbeiterinnen an der Eiablage beteiligt sind und von ihnen die Drohnen in der Mehrzahl erzeugt werden wie bei den Hummeln. Jungfräuliche Hilfsweibchen kommen hierfür bei der *Dorsata* nicht mehr in Frage, da solche nach den Beobachtungen Dathe's[1]) ständig nicht vorhanden zu sein scheinen. Auch bei der *Dorsata* kommt nur eine befruchtete Königin in Betracht.

Das Schwärmen der *Dorsata* zeigt in der Hauptsache noch den ursprünglichen Typus, nämlich das Fortziehen des ganzen oder das allmählige Abziehen eines Teiles des Volkes. *Apis dorsata* ist eine Wanderbiene. Sie baut ihre Wabe dort, wo

Fig. 18.



Riesenwabe der *Apis dorsata* F. ca. $^1/_4$ nat. Größe.

in der Nähe Nahrung vorhanden ist. Sind die Futterpflanzen oder die nektargewährenden blühenden Sträucher verwelkt, so verlässt sie die Wabe und sucht neue günstige Distrikte auf. Hier zieht aber nach der Beobachtung Dathe's die alte Königin mit. Also schon eine wesentliche Annäherung an die Verhältnisse bei *Apis mellifica*. Stellt man Gefäße mit Honig im Freien auf, so werden nach Dathe Schwärme der *Dorsata* aus weiter Ferne angelockt und lassen sich auf den in der Nähe stehenden Bäumen nieder. Es scheint also, dass ständig Spurbienen[2])

1) Dathe, Rud., Meine Reise nach Indien zwecks Einführung der *Apis dorsata* in Deutschland. Anhang zur 5. Aufl. des Lehrbuches der Bienenzucht. Bensheim 1892.

2) s. Sind die Bienen Reflexmaschinen? l. c., p. 211 resp. p. 51.

umherstreifen, die, wenn sie Nahrungsquellen entdecken, zum Volke zurückkehren und wahrscheinlich durch ein besonderes Summen ein Hinleiten des Volkes bewirken, genau wie die Spurbienen der *Apis mellifica* einen Schwarm zu einer neuen Wohnung führen. Hier ist also ein wunderbarer sozialer Instinkt entwickelt, der einen vortrefflichen Ortssinn voraussetzt. Etwa zurückgebliebene Honigvorräte bringen sie mit erstaunlicher Schnelligkeit nach der neuen Niederlassung.

Nach Schwaner's[1]) Ermittelungen in Borneo zieht sich die *Dorsata,* laut Aussage der Eingeborenen, während der trockenen Jahreszeit in Höhlen und Felsspalten der Gebirge zurück. Ob dort auch ein Bau aufgeführt wird, wird nicht gesagt. So ganz unwahrscheinlich ist diese Angabe nicht, zumal Dathe beobachtete, dass diese Bienenart ganz ungemein lange hungern kann, ohne anscheinend im geringsten darunter zu leiden. So waren die *Dorsata*-Bienen nach einer Hungerzeit von drei Wochen noch ebenso frisch wie vorher. Ohne dieses Vermögen würden die Zeiten der tropischen Dürre wohl kaum überstanden werden.

Das zeitweilige Aufsuchen einer schützenden Behausung bei dieser sonst so völlig frei lebenden Art ist von besonderem phylogenetischem Interesse. Es sind hier entweder alte Instinkte wach geblieben, von Vorfahren, die vielleicht solcher Behausungen ständig bedurften oder es sind neue Instinkte in dieser Hinsicht im Kampfe ums Dasein durch Selektion ausgebildet worden. Wie sich der direkte Zweig der *Apis*-Arten entwickelt hat, ist eben noch völlig unermittelt, jedenfalls kommen die bisher betrachteten Apiden dafür nicht in Betracht (s. Stammbaum S. 13).

In Indien zeigt die *Dorsata* nach Pater Castets[2]), dem wir viele wertvolle Beobachtungen über indische Bienen verdanken, ein eigentümliches Verhalten während der sogenannten Winterzeit. „Während *Apis indica* das ganze Jahr hindurch Nektar und Pollen einträgt, haben *Apis florca* und *dorsata* dagegen eine fast vollständige Pause in jedem Jahre von Anfang November bis Anfang Januar. Während dieser Zeit fliegen sie wohl um Mittag etwas aus, aber man weiß nicht zu welchem Zweck. Sie bauen während dieser Zeit keine Waben, auch vergrößern sie die alte nicht. Diesen Mangel an Thätigkeit kann man aber nicht der Kälte zuschreiben, denn das Thermometer zeigt im Mittel 29° C., bei welcher Temperatur sie im Sommer im Gebirge arbeiten."

Diese Unthätigkeit dürfte nach meiner Ansicht lediglich darauf zurückzuführen sein, dass während der erwähnten Zeit, die Blumen, auf welche die *Dorsata* angewiesen ist, nicht blühen.

---

1) s. Mitt. v. Karsch in Sitz.-Ber. des Berl. Entom. Vereins f. 1887, p. 23.

2) Castets, J., Revue des quest. scientifiques, Oktober 1893. Der Originalbericht war mir nicht zugänglich. Die Auszüge verdanke ich Friese.

Abweichend von der *A. mellifica* ist auch die Uebersiedelung eines Volkes. Castets berichtet: „Von *A. dorsata* kam gegen 10 Uhr morgens ein großer Schwarm ins Kollegiengebäude und vereinigte sich an einem Querbalken im Entrée des Hausflures. Sie flogen von 10—12 Uhr an und um $2^1/_2$ Uhr war der Schwarm da." Hiernach scheint also ein truppweises Uebersiedeln, wenn ich so sagen darf, stattzufinden und die Kundschafter sind hin- und hergeeilt, bis alle Bienen am neuen Platze waren.

Wie die Vermehrung der Völker geschieht, ist noch nicht bestimmt festgestellt, sie dürfte wohl in folgender Weise vor sich gehen. Herrn Professor Seitz, der kürzlich in Ceylon weilte, verdanke ich folgende mündliche Angabe. „An dem Hause des Gouverneurs in Kandy befand sich ein großes Volk der *Dorsata*. Eines Tages errichtete eine größere Anzahl Bienen desselben Volkes eine Zweigkolonie an derselben Hausfaçade unweit der ersten Niederlassung. Dass diese zweite Kolonie von der ersten abgegliedert war, ersah man daraus, dass die Bienen zwischen den beiden Plätzen hin- und herliefen." Wenn ich die Erfahrungen bei *Apis mellifica* zu Grunde legen darf, so dürfte die Königin im Moment, wo sie alle Zellen mit Eiern bestiftet hatte, dem Zuge der zur Nebenkolonie eilenden Bienen gefolgt sein, um auch dort ihrem Legedrange in der vorher gebauten Wabe zu genügen. Nebensächlich ist nun, was weiter mit der Königin geschieht, jedenfalls dürften die Kolonien sich später trennen und eine junge Königin entweder in der Haupt- oder in der Nebenkolonie zur Begattung gelangen und nunmehr zwei Familien neben einander existieren. Auf diese Art der Vermehrung führe ich auch die nicht sehr seltene außerordentlich starke Besetzung einzelner Riesenbäume in Borneo zurück, die nach Schwaner bis zu 200 Kolonien der *Dorsata* aufweisen sollen. Die Entwickelungszeit von drei Monaten vom Ei bis zur Imago (laut Schwaner) halte ich für unrichtig. Die Zeit dürfte kürzer sein.

Nach Castets sind die Männchen kleiner als die Arbeiterinnen, nämlich Männchen = 16 mm, Weibchen = 18 mm. Im Gegensatz dazu sind die Flügel bei den Drohnen verhältnismäßig größer ($13^1/_2$ mm), bei den Arbeitern nur 14 mm. Eine Beschreibung der Drohne giebt auch Karsch[1]). Von der Königin ist nur bekannt, dass sie dunkler in Farbe und etwas länger als die Arbeiterinnen ist. (Dathe [briefl. Mitteil.], Bingham, Fauna of British India, 1897. Frank Benton, Washington hat sie ebenfalls beobachtet.) Ueber sonstiges biologisches Verhalten wissen wir sehr wenig. Im ganzen scheint es kaum von dem der Honig-

1) Karsch, F., Beschreibung der *Apis dorsata*-Drohne in: Sitz.-Ber. des Berl. Entom. Ver. 1886, p. 28.

biene abzuweichen. Eine eingehende Untersuchung durch biologisch Geschulte thut hier dringend not.

In den Transactions der Zool. Soc. Vol. 7 1870 (Notes on the Habits of some Hymenopterous Insects from the North-west Provinces of India. By Charles Horne) finden wir freilich u. a. folgende Sätze über *Apis dorsata* p. 181: „This is perhaps the best-known of the Indian honey-bees. It is extensively kept in a domestic state in the Himalehs, in hives generally consisting of

Fig. 19.



Wabe der *Apis florea* F. freihängend an einem Ast. ca. 2/3 nat. Größe.

hollow logs of wood built into the houses“ u. s. w. Ich kann hierzu nur bemerken, dass, obgleich Horne lange Jahre in Indien lebte, er die *Apis dorsata* nur höchst oberflächlich gekannt haben muss, da die *Dorsata* noch niemals domestiziert worden ist und sich nach den bisherigen Erfahrungen (vgl. Dathe, Frank Benton, Drory, Hamlyn-Harris[1]), ferner die Berichte des Go-

1) Hamlyn-Harris, *Apis dorsata* Fabr. considered in the light of Domestication. Entom. Record Vol. 14, Nr. 1, p. 1—2, 1902.

vernment of India[1]) u. s. w.) auch in Zukunft nicht domestizieren lassen wird. Sie will frei bauen und — wandern, das verträgt sich nicht mit Domestikation. Horne verwechselt die große *Dorsata* mit der kleinen *Apis indica*, gleichwohl wird ein Stück der *Dorsata*-Wabe mangelhaft und eine *Dorsata*-Arbeiterin richtig abgebildet.

Apis florea. Die *Apis florea*, die kleinste der *Apis*-Arten giebt uns eine weitere Uebergangsstufe. Auch diese Art baut wie die *Dorsata* eine einzige aber sehr viel kleinere Wabe freihängend im Gesträuch der indischen Wälder, an der Fläche von Palmenblättern oder an Thür- und Fensterrahmen. Niemals hat Castets sie im Gegensatz zu Horne (s. weiterhin) in Höhlen gefunden — „sie will für ihre Wabe einen freien Raum".

Hier treffen wir nun wieder Weiselzellen und erstmalig typische Drohnenzellen. Fig. 19 zeigt uns die Wabe der *A. florea*, die nach der Beschreibung von Friese[2]) eine Länge von $26^1/_2$ cm hat und eine Breite von 20 cm. „Oben an der Umgürtung und Befestigung am Zweige werden als erste Arbeit die Honigzellen (ca. 1400) hergestellt, die 4 mm im Durchmesser bei 28 mm Tiefe aufweisen. Da die Waben bei *Apis* doppelseitig, d. h. von beiden Seiten mit Zellen besetzt sind, so erreicht die Wabe oben an der Basis eine Dicke bis zu 67 mm. Unterhalb dieses Giebels von Honigzellen verdünnt sich die Wabe plötzlich auf 16 mm Dicke und besteht hier aus Arbeiterzellen von nur 2,7 mm Durchmesser und je 8 mm Tiefe. Diese Arbeiterzellen bilden die Hauptmasse der Wabe (ca. 7000) und nehmen mehr als die Hälfte derselben ein. Im letzten Viertel, dem Ende zu, sieht man die Drohnenzellen, die größer sind und 4 mm Durchmesser und 12 mm Tiefe, bei 25 mm Wabendicke haben. An Zahl erreichen die Drohnenzellen 300. Ganz unten endlich finden sich als Abschluss des Zellencyklus die Weiselzellen; in der Abbildung drei am Ende und seitlich noch zwei weitere."

„Diese Wabe scheint mir besonders dadurch interessant zu sein, dass sie uns in ihrer Einfachheit und in der freien Aufhängung den ursprünglichen Verlauf des Entwickelungsganges bei unserer domestizierten Honigbiene *(Apis mellifica)* klarlegt, während die Anhäufung der parallel hängenden Waben bei unserer Honigbiene nicht ohne weiteres einen klaren Einblick in den Ablauf des Eierlegens der Weibchen gestattet."

„Besonders erwähnenswert scheinen mir auch die eigenartig gebauten und verlängerten Honigzellen zu sein, die Anklänge an

1) Beekeeping in India. A Collection of Papers on —; Published under the Orders of the Government of India, in the Revenue and Agricultural Department, Calcutta 1883.

2) Friese, H., Ueber den Wabenbau etc. l. c.

die großen Honigtöpfe der tropischen Meliponiden geben. Ferner zeigt uns die Lage der Weiselzellen an der Wabenspitze, also am Ende des ganzen Baues, einen Abschluss im Cyklus des Eierlegens bei der Königin an, wodurch vielleicht die Auslösung eines Instinktes bewirkt wird, um den Schwarmakt einzuleiten, durch welchen die alte Königin veranlasst wird, mit einem Teil der Arbeiter abzuziehen und eine neue Wabe an einem neuen Ort anzulegen."

Das Interessante an dieser Wabe ist mit den vorstehenden Ausführungen Friese's nicht erschöpft. Im Vergleich mit den Verhältnissen bei der *Apis mellifica* fällt vor allem auf, dass die Drohnenzellen so beträchtlich viel größer sind als die Zellen der Arbeiter. Dieser Unterschied ist bei weitem nicht so bedeutend bei der Honigbiene; dann, dass der Honig anscheinend nur in ebenso großen Zellen aufgespeichert wird, wie die Drohnenzellen sind. Diese Aufspeicherung in größeren Zellen als die Arbeiterzellen kommt auch bei der *Mellifica* vor, aber nur dann, wenn plötzlich eine überreiche Tracht einsetzt und keine leeren Zellen mehr zur Verfügung stehen, wohl aber Raum zum Bauen. Dann werden Magazine Hals über Kopf geschafft, aber — seltsamerweise nur größere Zellen — also Drohnenzellen, „weil solche Zellen mehr fassen, rascher errichtet werden und weniger Material gebraucht wird." Dies ist die Erklärung der Bienenzüchter, die den Kern der Sache trifft, aber das Rätsel nicht löst. Denn, da hier von einem Zweckbewusstsein nicht die Rede sein kann, so bleibt es unerklärt, welcher Instinkt die Bienen antreibt, Drohnenzellen zu bauen und ich kann nicht anderes annehmen, als dass hier phyletisch alte Instinkte wieder aufwachen. Bei *Apis florea* sehen wir nun diesen Instinkt ständig vorwalten und den Honig anscheinend nur in solchen Zellen deponiert. Im weiteren ist es sehr auffällig, dass Weiselzellen auf Drohnenwachs errichtet sind. Das kommt bei der *Mellifica* niemals vor. Ich bin freilich im Besitz einer Wabe aus einem gewöhnlichen Bienenkorbe, die eine Weiselzelle auf Drohnenwachs zeigt, aber das ist ein Unikum. Die Errichtung zweier Weiselzellen auf Arbeiterzellenwachs bei *A. florea* lässt mich aber zweifeln, ob wir es bei der *Florea* mit einer festen Regel zu thun haben und ob sich ständig die Weiselzellen auf dem Drohnenwachs finden werden. Warum es der Honigbiene gegen den phylogenetischen Strich geht, die Königinnenwiegen auf dem Drohnenwachs anzulegen, ist mir vollkommen unklar, biologisch ist es dagegen verständlich, da sich normalerweise das Drohnenwachs nicht auf den inneren Waben des Brutnestes zeigt, die Weiselwiegen dagegen mit Vorliebe im Centrum des Brutnestes errichtet werden, da sie dort größte Wärme und reichste Pflege finden.

Der erwähnte Horne l. c. berichtet über die *Apis floralis* Fabr. (unsere *Florea*) u. a. folgendes. „Diese Biene ist sehr friedlich (?), ich erinnere mich nicht, jemals gestochen zu sein. Ich verschaffte mir zwei Königinnen, indem ich die Waben mit allen Bienen in ein dunkles Zimmer mit kleinem Fenster nahm; die Bienen flogen allmählich zum Fenster und so konnte ich die Königin leicht finden. Drohnen sind selten auf den Waben und unter 20 Kolonien habe ich nur zwei mit Männchen gefunden. Ich glaube, sie werden abgetrieben, wenn sie ihre Funktionen erfüllt haben, denn mein Gärtner sagte mir, dass er sie oft auf der Erde unter den Nestern gefunden habe. Im Unterschiede mit der *Dorsata* bauen sie ihre Waben oben stets (?) rund um den Ast herum, anstatt sie nur unten an den Ast festzubauen“ (s. Abbild. 19). „Ich habe die *Florea*-Wabe gelegentlich im Inneren von Lehmwänden, in Löchern zwischen Ziegelsteinmauern oder in Höhlen gefunden, die von Termiten ausgenagt waren (?). Ihre Wabe wird von verschiedenen Motten (*Pampelia*, *Aphomia* und *Galleria*) zerfressen, die ich aus der Wabe gezüchtet habe (?).“

Castets giebt dagegen an, dass die Wabe (im Gegensatz zu allen anderen *Apis*-Arten) von keiner Wachsmotte resp. von deren Larven angegriffen wird. Der Augenschein spricht für Castets (Horne ist hier wohl wieder eine Verwechslung passiert, s. S. 152), denn vergleicht man die abgebildeten Waben, Fig. 18 u. 19, so sieht man auf der *Dorsata*-Wabe die typischen Spuren der Wachsmottenlarven in jenen helleren geradlinigen Zellreihen, wie sie namentlich auf der rechten Seite hervortreten, während die *Florea*-Wabe nichts dergleichen aufweist. Beide Waben befinden sich aber seit Jahren ohne besonderen Schutz gegen die Motten in einem Jesuitenkloster in Oesterreich. (Schluss folgt.)

Ueber einige ungewöhnliche Befunde an Judenhirnen.

Kurze Zusammenfassung von Richard Weinberg.

Es fehlt bekanntlich noch immer an einer Bearbeitung des im Titel angedeuteten Problems.

Der erste und einzige Forscher, der Judenhirne sammelte und studierte, war Rüdinger. Er lieferte zwar keine Gesamtdarstellung des Gegenstandes, prüfte aber bei allen seinen Untersuchungen über Gehirnwindungen auch das Verhalten der ihm verfügbaren Judenhirne mit besonderer Aufmerksamkeit. Sein berühmter Traktat über die Affenspalte enthält unter anderem eine Skizze von dem Gehirn eines Juden (Festschrift für J. Henle, Taf. XXIII, Fig. 4, Bonn 1882). Sind schon diese Uranfänge einer Darstellung der

Judenhirne geeignet, unsere Aufmerksamkeit auf sich zu ziehen, wie viel mehr noch müsste dies der Fall sein bei einer auf das Ganze gerichteten Untersuchung des Stoffes. Handelt es sich doch vor allem um die bedeutungsvolle Frage nach den nationalen und rassenanatomischen Beziehungen des Menschenhirns. Und bei der merkwürdigen, ja ausschließlichen anthropologischen und soziologischen Stellung der Juden gewinnt das Problem neue, von niemand zu verkennende Beziehungen, die an seine ernste Inangriffnahme mahnen.

Judenhirne zu erhalten ist bei der großen Zurückhaltung dieses Volksstammes gegenüber den allgemeinen Krankenanstalten hier zu Lande sehr schwierig. Noch vor unserem Eintritte in das hiesige anatomische Institut verschaffte ein glücklicher Zufall uns zwei solche Hirne (das eine davon mit Ueberbrückung des S. centralis), die bisher in Erwartung neuen Materiales der Bearbeitung harrten. Im Laufe von nahezu zehn Jahren ist jedoch kein weiteres Hirn hinzugekommen. Wohl aber überließ uns der derzeitige Herr Direktor der hiesigen Anatomie ein dem Institut gehörendes, uns früher übergebenes Judenhirn auf dahingerichtetes Ersuchen zur Betrachtung. Auf die bescheidene Reihe dieser drei Hirne bezieht sich eine in der „Russischen Zeitschrift für Anthropologie" in Moskau erscheinende, von Abbildungen begleitete Untersuchung, deren wesentliche Ergebnisse hiermit in Form nachstehender kurzer Zusammenfassung mitgeteilt seien. Hinsichtlich aller Einzelheiten, vor allem der so wichtigen Figuren, muss auf das russische Original verwiesen werden. Wir beginnen mit einer Aufführung der wesentlichsten Besonderheiten der Hirne, ohne auf Verhältnisse, die dem gewöhnlichen Bilde der Gehirnwindungen entsprechen, näher einzugehen.

Vereinigung des Sulcus Rolando mit der Fissura Sylvii ist das erste ungewöhnliche Formverhältnis, welches die Aufmerksamkeit des Beschauers erregt. Die merkwürdige Anastomose findet sich an beiden Hemisphären eines und des nämlichen Gehirnes ausgesprochen.

Dass es um kein ganz gewöhnliches Vorkommnis sich handelt, ist zweifellos. Manche Autoren bestreiten selbst die bloße Möglichkeit der Anastomose, unter dem Hinweise auf eigene negative Erfahrungen[1]).

---

1) „Die Centralfurche geht nie mit ihrem unteren Ende in die Sylvische Spalte über, sondern wird von dieser durch eine schmale bogenförmige Windung getrennt, welche vordere und hintere Centralwindung verbindet." E. Mendel, Artikel „Gehirn" in Eulenburg's Realencyklopädie. II. Aufl. 1886, p. 599. In einer neueren Auflage dieses Werkes findet sich indessen bereits die noch näher zu bestätigende Notiz, die Varietät sei bei Chinesen am öftesten anzutreffen. — Ecker (Die Hirnwindungen des Menschen, Braunschweig 1869) betont ebenfalls die Seltenheit der Anastomose.

Andererseits beobachtete beispielsweise Tenchini[1]) an 114 Hirnen männlicher und weiblicher Individuen nicht weniger als sechs Fälle von Ineinanderfließen beider Furchen, eine Erhebung, die nicht ganz allein dasteht, da auch Giacomini das gleiche Verhalten unter 336 Hirnhemisphären 21 mal, also noch viel öfter wie Tenchini, antraf. Zu analogen Ergebnissen kommen Retzius und Cunningham, während Heftler, Turner und andere Forscher ganz im allgemeinen sagen, sie hätten die Anastomose „zuweilen" oder „hin und wieder" vorgefunden. Am öftesten vielleicht tritt sie an Verbrecherhirnen hervor, wo nach Benedikt's Studien die Furchen überhaupt gern in Verbindung mit einander treten.

Man hat in dem Auftreten einer Rolando-Sylvischen Anastomose ein Anzeichen niederer Hirnbildung oder zum mindesten eine Rasseneigentümlichkeit zu finden vermeint (Miclucho-Maclay). Der ersteren Annahme würden unsere eigenen Befunde an Hirnen der finnischen und slavischen Rassen widersprechen, gleichwie jene von Tenchini, Giacomini, Retzius und Cunningham. Die zweite allerdings findet eine merkliche Stütze in den im Punkte der Frequenz, wie wir sahen, weit aus einander gehenden Angaben von Autoren, die an Hirnen verschiedener Nationen und Volksstämme beobachtet haben. Man hat die Anastomose indessen bereits bei Vertretern weit entlegener Rassen nachweisen können: so Benedikt beiderseits an einem Fellahhirn, Retzius an dem Gehirn eines Lappländers, Miclucho bei Australiern. Im ganzen also wird die Frage nach den rassenanatomischen Beziehungen der fraglichen Hirnvarietät noch als offenstehend anzusehen sein, so lange als umfassendere Erhebungen nicht vorliegen.

Dass die Rolando-Sylvische Kommunikation häufig auf Verbindung mit der vorderen Subcentralfurche beruht (O. Eberstaller), ist jetzt ziemlich allgemein anerkannt, doch hebt G. Retzius[2]) mit Recht hervor, jene Erklärung scheine in gewissen Fällen nicht annehmbar. Wir bemerken, dass zu diesen Fällen auch die beiden hier an einem Judenhirne erörterten zu rechnen sind, da in denselben ein unmittelbares Ineinanderfließen beider Furchen statthat.

Mit dem Hinweise auf eine an einem anderen Orte (s. unten) gegebene Erläuterung über die wahrscheinliche Homologie der Centralfurche am Carnivorenhirne sei bemerkt, dass die Rolando-Sylvische Anastomose vielleicht einer theromorphen Formentwicklung nahe steht, doch möchte es verfrüht scheinen, daraus in Beziehung auf

1) Sopra alcune varietà della scissura di Rolando dell'encefalo umano ed in especie di una assai singolare trovata nel cervello di donne demente. Rivista sperim. di freniatr. etc. 1883, II e III, p. 193.

2) Das Menschenhirn: Studien in der makroskopischen Morphologie. Stockholm 1896, Bd. I, S. 98/100.

die anthropologische Stellung von Hirnen mit solchen Furchenanordnungen weitergehende Schlüsse abzuleiten.

* * *

An der rechten Hemisphäre des soeben gedachten Hirnes liegt eine weitere Besonderheit vor, die unsere Beachtung verdient: die Fissura parieto-occipitalis (= occipitalis N. A.) geht von der Innenfläche quer über die ganze Breite der Konvexität als tiefeinschneidende Spalte bis in die Gegend der sogenannten Incisura praeoccipitalis der Lateralkante des Gehirns. Der Hinterhauptlappen — das sei hier ausdrücklich bemerkt — ist in diesem Falle nicht ungewöhnlich entwickelt, auch die parieto-occipitalen Brückenwindungen lagern frei an der Hirnoberfläche, und es fehlt jegliche Spur einer Versenkung von Windungen unter das allgemeine Niveau. Wir glauben also nicht, dass hier etwas vorliegt, was eine Verwechselung mit tierähnlichen Zuständen rechtfertigen könnte. Und doch fällt die Anordnung am Menschenhirn auf: so eigenartig erscheint sie und so sehr wird durch ihre Anwesenheit das gewohnte Bild der Schläfenscheitelregion verschoben. Es mag sein, dass eine Rassenvarietät vorliegt; allein an den übrigen Judenhirnen findet sich nichts ähnliches. Und sicher ist auch, dass der vorhin beschriebenen entsprechende Entwickelungen bei den übrigen Rassen, die wir untersuchten, nicht auftreten, an anderen Rassenhirnen wahrscheinlich ebenfalls selten sind, da sie sonst den Beobachtern hätten auffallen müssen.

* * *

Noch bei weitem seltsamer gestaltet sich das Bild eines vollkommen oberflächlichen Gyrus cunei an einem der Judenhirne, eines nahezu oberflächlichen an einem zweiten.

Es sind die einzigen derartigen Fälle, die uns bisher vorgekommen. Anderen Forschern ist es an anderem Material ganz ähnlich mit dem beim Menschen so seltenen Gebilde ergangen. Nur allein Cunningham hat den Gyrus in der bisher unerhörten Häufigkeit von fast 4 % vorgefunden. Da nicht anzunehmen ist, dass Cunningham's Material besonderen äußeren Einflüssen unterworfen war, die anderorts fortfallen, so liegt es nahe, an innere Einflüsse, vor allem an solche der Rassenorganisation, zu denken. Wie soll man sich derartig auffallende Differenzen anders erklären? Wir glauben nicht, dass es fürderhin noch möglich sein wird, die Frage nach dem Vorhandensein von Rassenunterschieden im Gehirnbau so schlankweg zu verneinen, wie das von mancher Seite bisher wohl geschah. Mit Beziehung auf die Judenhirne freilich, von denen hier die Rede ist, hat der Nachweis eines freiliegen-

den Gyrus cunei zweifellos nur die Bedeutung eines vorläufig vereinzelten Befundes, wie er hin und wieder in ähnlicher Vereinzeltheit auch an Gehirnen anderer Rassen vorkommen mag.

Es fragt sich nun: wie kommen wir zum Besitz dieses Gyrus? An dem vollentwickelten Menschenhirne zunächst tritt er in Gestalt gewisser Variationen auf, die deutlich eine stufenweise Aufeinanderfolge durchblicken lassen. Von seiner bei dem Menschen als „Norm" geltenden und in der That hier überwiegend häufigen Gestalt als Tiefenwindung am Grunde bezw. an der oberen Wand der Calcarina bis zu dem vorhin erwähnten Specimen völliger Hochlage an dem Judenhirne sind alle Uebergänge unschwer zu verfolgen. G. Retzius[1]) drückt dies in der Weise aus, dass er sagt, in manchen Fällen liege der proximale Teil des Gyrus cunei in bedeutendem Maße oberflächlich, während der distale tiefenwärts sich krümme. Den Gipfel der Variationsreihe bildet völliges Schwinden des Gyrus cunei, was Retzius an 100 Hirnen zweimal, Cunningham in 3,1 % beobachteten, was aber an den hiesigen Lettenhirnen[2]) in überraschender Häufigkeit (24 %!) auftritt. Stellt man dem gegenüber das Verhalten der großen Menschenaffen, wo Hochlage des Gyrus, wie vor allem am Chimpanzenhirn, fast zur „Norm" gehört, so ergiebt sich unschwer der Schluss, der Gyrus offenbare die Tendenz regressiver Entwickelung, und zwar in vorgeschrittenem Grade, denn er ist gewissen Individuen bereits verloren gegangen. Gelangt er dagegen, wie in dem in Rede stehenden Falle, frei zu Tage, so liegt eine unbestreitbare Tierähnlichkeit vor, ein Primatencharakter, der nur an dem Menschenhirn sich anschickt, zurückzutreten.

*

* *

Kommunikationen der Fissura parieto-occipitalis mit dem Sulcus interparietalis gehören fraglos nicht zu den alltäglichen Erscheinungen. An den Judenhirnen finden sich drei Specimina davon, an einer rechten und an zwei zusammenhängenden Hemisphären. Bei sechs untersuchten Hirnhemisphären gewiss ein beachtenswerter Befund. Flesch erwähnt einen Fall, wo die Anastomose zugleich mit Oberflächlichsein des Gyrus cunei vorhanden war. Wir glauben nicht, dass die Erscheinung etwas mit der Affenspalte zu thun hat, wie Flesch geneigt ist anzunehmen. Dass sie bei *Macacus* und *Cynocephalus* der Norm entspricht, ist zwar nicht zu bestreiten, ebensowenig dass an manchen Carnivorenhirnen, vor allem an denen der Raubtiere (Löwe, Bär)

1) G. Retzius, Das Menschenhirn. Stockholm 1896, Bd. I, S. 133.
2) R. Weinberg, Das Gehirn der Letten. Kassel 1896, S. 104.

ganz analoge Verhältnisse vorliegen mögen. Doch lässt sich eine Vergleichung mit den Anordnungen des Menschenhirnes, zumal bei der herrschenden Unsicherheit der Furchenhomologisierung, nicht ohne weiteres anbahnen oder durchführen. Maßgebend für das Zustandekommen jener Anastomose am Menschenhirn scheint uns die Entwickelung des Parietalhirns, vor allem dessen Lobulus superior und der parieto-occipitalen oberen Uebergangswindung. Darnach wäre anzunehmen, nicht weites Nachaußenragen der Parietooccipitalis bedinge ihre Kommunikation mit der Interparietalspalte, sondern allzu mediale Lage dieser letzteren selbst, sei es infolge übermäßigen Wachstumes der dem Tuber parietale entsprechenden Hirnregion, also vor allem des sogenannten unteren Scheitellappens, sei es wegen zurückgebliebener Entfaltung des oberen Parietalgyrus und seiner Wurzeln zum Hinterhaupthirn. Beide Möglichkeiten scheinen uns gleich berechtigt, und so lange das der Fall, ist ein endgiltiges klares Urteil über den Sinn der Einrichtung nicht zu gewinnen. Der zweiten Voraussetzung würde etwa der Gedankengang entsprechen, dem auch Rüdinger in seiner berühmten Abhandlung über die Interparietalfurche[1]) Raum giebt, und die Unterschiede zwischen dem einfachen Arbeiter, dem Neger, dem Geschäftsmann und Juden, deren Hirne er abbildet, einerseits und den reichen Hirnentfaltungen eines Döllinger und Justus Liebig andererseits mit dem besonders bei letzterem so mächtigen oberen Scheitellappen (l. c. Taf. XXIII und XXIV) sind in der That in hohem Grade auffallend.

* * *

Vielleicht die größte Merkwürdigkeit unserer Hirnserie bildet ein Fall von doppelseitiger Ueberbrückung der Rolando'schen Furche. Das Gehirn stammt von einer psychisch gut entwickelten 38 Jahre alten Jüdin. Es zeigt in allen übrigen Hinsichten durchweg typische gewöhnliche Anordnungen. Auch seine Massenentwickelung (es wog 1105 g) ist für eine Frau unter Mittelgröße nicht ungewöhnlich gering zu nennen. Die Brücke der Centralfurche liegt an der Grenze zwischen oberem und mittlerem Drittel des Verlaufes der Furche; die Fragmente laufen gegen die Brücke T- oder breit gabelförmig aus, ganz wie in dem Fall von Sernow[2]). Der Fall ist in einem anderen Zusammenhange und an einem an-

---

1) Ein Beitrag zur Anatomie der Affenspalte und der Interparietalfurche beim Menschen nach Rasse, Geschlecht u. Individualität. Festschr. f. Jakob Henle, Bonn 1882.

2) Fall einer seltenen Varietät des Sulcus Rolando und der Centralwindungen des Gehirns. Schriften der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Moskau. Moskau 1887, p. 54—59.

deren Orte[1]) Gegenstand ausführlicher Erörterung. Wir können uns daher kurz fassen.

Ueberbrückung der Centralfurche ist eine seltene Varietät, seltener vielleicht als man glauben möchte. Ihre Häufigkeit beträgt nur wenige Bruchteile eines Prozent. Wenn jemand sagt, sie komme in 3 % der Fälle vor[2]), so ist das jedenfalls ein Lapsus calami. Wenigstens mit Beziehung auf den erwachsenen Menschen. Beim Foetus freilich — darin stimmen Retzius[3]) und Cunningham[4]) auf Grund ihrer Beobachtungen vollkommen überein — ist Anlage der Centralfurche aus zwei getrennten Stücken für eine gewisse Reihe von Fällen geradezu typisch zu nennen. Die sie trennende Brücke — wir nennen die Gyrus intercentralis medius —, die also vordere und hintere Centralwindung mit einander verbindet, entspricht nun (Cunningham) vollkommen jener, die in seltenen Fällen am erwachsenen Hirn — so an beiden Hemisphären des obenerwähnten Judengehirns — oberflächliche Lage aufweist, in der Norm allerdings als Tiefenwindung am Grunde der Centralfurche vorhanden ist (Eberstaller). Die Tiefenwindung kann — wie hier gleich bemerkt sei — unter Umständen total fehlen[5]).

Nun bestehen aber noch weiter reichende Beziehungen. Es lässt sich nämlich nachweisen oder doch wahrscheinlich machen, die Rolando'sche Furche werde bei den gyrencephalen Säugern (Ungulaten, Carnivoren, insbesondere Raubtiere) nicht durch eine einheitliche, sondern durch zwei Furchen dargestellt, die während des ganzen Lebens getrennt bleiben. Es sind der Sulcus praesylvius Krueg und des Sulcus cruciatus Leuret, die sonach zusammen der menschlichen Rolandofurche homolog zu setzen wären. Ueberbrückung der Sulcus centralis beim erwachsenen Menschen würde also nicht nur auf fötal menschliche Zustände zurückführen, sondern unmittelbar an ganz gewöhnliche Einrichtungen des Raubtierhirns erinnern. Man hat es da offenbar mit einer Art Tierähnlichkeit zu thun. Getrennte Furchenanlagen bedeuten nach unserer Anschauung (die wir an dem vorhin angeführten Orte näher darlegen) nicht, zum mindesten nicht bedingungslos Superiorität (Cunningham) der Hirnentwickelung, können viel eher unter

1) Die Intercentralbrücke der Carnivoren und der Sulcus Rolando. Anatomischer Anzeiger 1902.

2) E. Mendel, Eulenburg's Realencyklopädie, Artikel Gehirn.

3) Ueber das Auftreten des Sulcus centralis und der Fissura calcarina im Menschenhirn. Biologische Untersuchungen, herausgegeben von Prof. Dr. Gustav Retzius, N. F., Bd. VIII, S. 59, Stockholm 1898. Vgl. auch G. Retzius, Das Menschenhirn. Studien in der makroskopischen Morphologie. Stockholm 1896, S. 100.

4) The Rolandic and Calcarine fissure. Journal of anatomy and physiology. Vol. XXXI N.S. Vol. XI, p. 586, London 1897.

5) Das Gehirn der Letten. Kassel 1896, S. 59.

Umständen das Gegenteil bedeuten, in welcher Hinsicht beispielsweise auf das Verhalten des Gyrus cunei beim Menschen hinzuweisen wäre. Mit Beziehung auf die Centralfurchenbrücke läge der Gedanke an eine inferiore Bildung sehr nahe, wenn nicht der Hinblick auf weitgehende Kompensationen im Gebiete der Formen (G. Retzius, Menschenhirn S. 93 ff.) und Funktionen am Gehirn zu größter Zurückhaltung des Urteils aufforderte.

Wenn nun in einer kleinen Hirnreihe, die die Gunst zufälliger Ereignisse, nicht willkürliche Wahl, dem Beobachter darbot, auffallend zahlreiche ungewöhnliche Formverhältnisse, die den Grenzen sogenannter normaler Variationsbreite weit entrückt sind, hervorleuchten, so wird man anfänglich vielleicht gern darauf verzichten, den Blick von vorneherein auf Herkunft und Beziehungen des Gesehenen zu richten. Sind nur die Befunde an sich bedeutsam genug, so erscheint einfache Darstellung der Verhältnisse oft nützlicher als weitgehende Erörterung über Einrichtungen, deren Wesen schließlich von selbst sich ergeben muss. Ob man indessen unter besonderen Umständen sich derartige Schranken ziehen darf, das hängt in erster Linie ab von der Eigenart des Stoffes, der zur Untersuchung vorliegt. In dem hier behandelten Fall sind es Beziehungen zu einer bestimmten Menschenrasse, die zu weiterer Umschau auffordern. Trägt ein Material ausgesprochenen oder urkundlich begründeten Rassencharakter; sind gar die Individuen, von denen es herstammt, zu Lebzeiten bereits Gegenstand näherer Prüfung gewesen in Hinsicht ihrer körperlichen und seelischen und sonstigen Eigenschaften: so wird die Frage naheliegen, ob jene morphologischen Besonderheiten, die an ihren Gehirnen entdeckt wurden, nicht mit der physikalisch-psychischen Eigenart der Rasse selbst in irgendwelchem Zusammenhange stehen, ja inwiefern sie als sichtbarer Ausdruck rassenanatomischer Organisation sich darstellen lassen? Unter den körperlichen Merkmalen der Menschenrassen nehmen nun diejenigen des Centralnervensystems eine gewisse Sonderstellung ein. Denn nirgends tritt der Einfluss eines kaum begrenzbaren Variationsvermögens auf die Entwickelung organischer Formen so sehr in den Vordergrund, als im Gebiete der Windungen des Menschenhirns. Nirgends auch sind die Grenzen zwischen Individualität und Rasse schwieriger zu ziehen. Erscheinen schließlich unzweifelhafte Sexualcharaktere des Gehirns, über die gegenwärtig immer mehr Licht sich breitet, im Bilde individueller Formvariation, ohne dass indessen bestimmt erkennbar wäre, wo jene aufhören und diese anfangen: so wird man leicht ermessen, wie sehr eine vorsichtige Behandlung des Gegenstandes in seinem Wesen selbst begründet ist.

Fragen wir schließlich, wie die vorliegenden Judenhirne in Beziehung auf ihre übrigen Furchen und Windungen, in deren Rahmen jene „Besonderheiten“ hervortreten, sich verhalten, so müssen wir gestehen, dass in den meisten Punkten überraschende Uebereinstimmungen mit dem von anderen Rassenhirnen her gewohnten Bilde des Windungstypus sich nachweisen lassen, wollen uns aber keine Mühe geben, zu verschweigen, dass auch mehr oder weniger bemerkenswerte Variationen dieses „typischen“ Bildes an vielen Orten nicht vermisst werden. Unterbrechung der Fissura calcarina an einem der Judenhirne, Kontinuität der linken oberen Schläfenfurche u. ä. m. sind gewiss beachtenswerte Anordnungen, nicht minder jene besondere Entwickelung der Riechnervenfurche, von der wir an dem vorhin angeführten Orte auf Taf. XVIII, Fig. 195 und 196 bildliche Darstellungen liefern.

Was Massenentwickelung betrifft, so gehören die Juden zu den leichthirnigen Rassen. Aus 23 Gewichtsbestimmungen, die N. W. Giltschenko[1]) ausführen konnte, berechnete er für männliche Judenhirne ein mittleres Gewicht von 1336 ccm. Auf die Körpergröße kommt es beim Hirngewichte unter Umständen nicht viel an, wenigstens führen des genannten Forschers Erhebungen zu dem bemerkenswerten Schluss, dass die Juden bei gleicher Körperhöhe gewissen slavischen Stämmen (Russen) an Hirnmasse merklich nachstehen. Wir können dies nach den uns vorliegenden Wägungen nur bestätigen, zumal mit Rücksicht auf die in gleichem Sinne zu deutenden Ergebnisse der Kapazitätsmessungen zahlreicher jüdischer Schädel (Quatrefages und Hamy, P. Topinard, H. Welcker, C. Lombroso u. A.), die bei gleichzeitiger Berücksichtigung nichtjüdischer Schädel allenthalben zu Gunsten dieser letzteren ausfallen. [85]

Dorpat, 6. Oktober 1902.

Mitteilungen über das Plankton des Achensees in Tirol.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön).

Der Achensee liegt im Gebiet der nordtirolischen Kalkalpen und ist ein Wasserbecken von 9 km Länge und 1 km Breite. Sein Flächeninhalt beläuft sich auf 6,75 qkm und seine größte Tiefe auf 138 m. Dazu liegt er 920 m hoch über dem Meeresspiegel. Das Wasser des Achensees ist sehr transparent; im Monat Februar besitzt derselbe eine Sichttiefe von 15 m, d. h. eine hinabgelassene weiße

1) Das Hirngewicht bei den verschiedenen Volksstämmen Russlands. Schriften der Anthropologischen Klasse der kaiserl. Gesellsch. der Freunde der Naturkunde, der Anthropologie und Ethnographie in Moskau. Bd. XIX, 1898.

Scheibe von 30 cm Durchmesser kann bei diesem Abstande von der Oberfläche deutlich noch wahrgenommen werden.

In Bezug auf seine Planktonverhältnisse ist dieser landschaftlich so unvergleichlich schön gelegene See als speciesarm zu bezeichnen, und auch in quantitativer Hinsicht scheint er zu denjenigen Wasserbecken zu zählen, welche die krystallene Klarheit ihrer Fluten der großen Dürftigkeit ihrer limnetischen Flora und Fauna verdanken.

Der erste, der den Achensee mit dem feinen Gazenetz befischte, war E. O. Imhof (Sommer 1884), aber sein Material „verunglückte", und so konnte er nur einige Notizen über die Grundfauna liefern, in der er folgende Formen vorfand: *Amoeba radiosa, Acanthocystis turfacea, Cyclidium glaucoma, Stylonychia mytilus, Colurus ecaudatus, Ichthydium maximum, Eurycercus lamellatus, Monospilus tenuirostris* und *Hydra vulgaris.* Außerdem erbeutete er 1 Ostracoden, 1 Hydrachnide, 1 Anguillulide und 2 Schnecken (*Valvata alpestris* Bl. und *Limnaea Foreli* Cless.).

In neuester Zeit (1901) hat sich Dr. V. Brehm sehr eingehend mit dem Achensee beschäftigt und kürzlich über Zusammensetzung, Verteilung und Periodicität von dessen Zooplankton nähere Angaben gemacht[1]). Die Untersuchungen begannen im Mai des genannten Jahres und erstreckten sich bis zum April 1902.

Die während dieses Zeitraumes festgestellten limnetischen Species sind die folgenden:

Ceratium hirundinella O. F. M.	*Polyarthra platyptera* Ehrb.
Anuraea cochlearis Gosse	*Daphnia hyalina* Leydig
Notholca longispina Kell.	*Bosmina coregoni* Baird
Asplanchna priodonta Gosse	*Cyclops strenuus* Fischer.

Das *Ceratium* war durchschnittlich 225 μ lang und 80 μ breit, also von mittlerer Größe. Es kommen im Achensee neben der typischen Form noch zwei andere vor, deren eine ein etwas gebogenes Vorderhorn besitzt, während die andere in ihrem ganzen Habitus an das *Ceratium furcoides* Lev. erinnert.

Anuraea cochlearis zeigte keine auffälligen Merkmale; auch war nichts von temporaler Variation zu beobachten. Die meisten Exemplare hatten eiue Größe (Länge) von etwa 210 μ bei einer Breite von 75 μ.

Notholca longispina. Bei diesem Rädertier konstatierte Brehm eine Korrelation zwischen der Länge des Endstachels und derjenigen des größten Vorderstachels, insofern es sich herausstellte, dass letzterer bei den Exemplaren mit längerem Endstachel stets ent-

1) V. Brehm: Ueber Zusammensetzung, Verteilung und Periodicität des Zooplanktons im Achensee. Innsbruck 1902. Zeitschrift des Ferdinandeums. III. Folge, 46. Heft.

sprechend kürzer war. Dies wird aus folgender Zusammenstellung ersichtlich:

Gesamtlänge:	748	778	790
Endstachel:	254	288	300
Längster Vorderstachel:	390	368	336

Asplanchna bot keinerlei Besonderheit dar, sondern entsprach den normalen Verhältnissen von Breite und Länge, welche für dieses pelagische Rädertier genügend bekannt sind.

Polyarthra platyptera, bei der man in den Schweizer Seen eine bedeutende Variation in der Größe konstatiert hat, zeigt etwas derartiges im Achensee nicht, sondern die erwachsenen Exemplare sind dort durchweg ungefähr 95 μ lang, 64 μ breit und besitzen eine Flossenlänge von 112 μ.

Die *Daphnia hyalina* des Achensees ist im erwachsenen Zustande 1250 μ lang und hat eine Schalenhöhe von 748 μ. Der Schalenstachel maß fast immer 470—480 μ.

Betreffs der *Bosmina,* welche den Achensee bevölkert, hat Brehm noch keine endgültige Bestimmung vorgenommen; er führt zunächst nur an, dass sie den Formen der *Dollfusi-* und *Ceresiana-*Gruppe (Burckhardt's) nahestehe: „wiewohl die geringe Schalenhöhe und die unbedeutende Länge der Tastantennen diese Zuordnung etwas unsicher mache."

In einer Zusammenfassung am Schlusse seiner Abhandlung hebt Dr. Brehm die von ihm konstatierten Eigentümlichkeiten des Achensees noch besonders hervor; dabei kommt in erster Linie in Betracht, dass in diesem Tiroler Becken einige Formen vollständig zu fehlen scheinen, die in den übrigen Alpenseen allgemein verbreitet zu sein pflegen, wie z. B. *Diaptomus* unter den Krebsen und *Triarthra* unter den Rotatorien. Ebensowenig ließ sich die Anwesenheit der Polyphemiden-Gattungen *Leptodora* und *Bythotrephes* bemerken. Dasselbe gilt von dem Genus *Dinobryon* und den limnetischen Bacillariaceen *Asterionella* und *Fragilaria crotonensis.*

Hinsichtlich der temporalen Verteilung des Achensee-Planktons ist zu erwähnen, dass *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra, Anuraea cochlearis*, *Notholca longispina*, *Bosmina coregoni* und *Cyclops strenuus* darin perennierend sind. *Daphnia hyalina* hingegen bildet Dauereier und die daraus entschlüpfenden Jungen erscheinen Anfang des Mai oder schon Ende April. Im Juni werden sie reif und pflanzen sich dann namentlich im September recht zahlreich fort. Im November treten die Männchen auf; es beginnt damit die Ephippienbildung bei den Weibchen, und Ende Dezember verschwinden die letzten Exemplare dieser Cladoceren-Art aus dem Plankton. Brehm's hierauf bezügliche Beobachtungen haben deshalb ein besonderes Interesse, weil nach Burckhardt's Wahr-

nehmung (siehe l. c.) sowohl *Bosmina coregoni* als auch *Daphnia hyalina* in den Seen der Westalpen die Dauereibildung aufgegeben haben, also acyklisch geworden sind, während dies in den Ostalpen (Bodensee, Lanser Moor, Erlafsee und in der alten Donau bei Wien) nicht der Fall ist.

Ceratium hirundinella, welches man in den norddeutschen Seen schon im Oktober nur noch selten finden kann, gehört im Achensee mit zu den Vorkommnissen des Winters, wenn es auch an Häufigkeit abnimmt. Es wird dann, wie Brehm berichtet, durch eine *Peridinium*-Species überflügelt. Welches *Peridinium* hiermit gemeint ist, kann aus der vorliegenden Arbeit nicht ersehen werden; aber da Dr. Brehm darauf hinweist, dass — nach Apstein — „beide Peridineen bei Eintritt des Winters in Norddeutschland nach erfolgter Cystenbildung absterben", so können Brehm's Angaben nur auf *Peridinium tabulatum* Ehrb. bezogen werden[1]). Dasselbe *Peridinium* soll im Sommer nur vereinzelt vorkommen, im Winter aber so häufig auftreten, dass es als eine Leitform für das Plankton der kalten Jahreszeit zu betrachten sei.

Nach Brehm zeigt das Achenseeplankton deutlich eine vertikale Schichtung, die auch im Winter nicht ganz ausgeglichen wird. Tiefere Horizonte sollen durch das Genus *Anuraea* charakterisiert sein. Von temporaler Variation ließ sich bei keinem der Planktonten etwas erkennen, was höchstwahrscheinlich damit zusammenhängt, dass in den Alpenseen überhaupt keine stärkeren Temperaturschwankungen stattfinden, die man als Ursache solcher Veränderungen im Habitus der verschiedenen Schwebformen in Anspruch nehmen könnte.

Zu diesem Berichte Dr. Brehm's bin ich in der Lage, einige Ergänzungen zu liefern. Dies geschieht auf Grund einer Planktonprobe vom 6. August 1902, die ich der Güte des Herrn Professors Dr. H. Molisch (Prag) verdanke, der dieselbe am genannten Tage mittags um 11 Uhr persönlich dem Achensee entnahm. Dieselbe ist quantitativ sehr gering, enthält aber doch einige interessante Objekte, von denen in der Brehm'schen Abhandlung nicht die Rede ist.

Zunächst fand ich alle die Species in der von mir untersuchten Probe vor, die von Brehm aufgezählt worden, nämlich *Asplanchna priodonta*, *Anuraea cochlearis*, *Notholca longispina*, *Polyarthra platyptera*, *Daphnia hyalina*, *Bosmina sp.*, *Cyclops strenuus* und *Ceratium hirundinella*. Daneben konstatierte ich aber auch öfter die Anwesenheit von *Anapus testudo* Lauterb. und in einigen wenigen

---

1) Vergl. C. Apstein: Das Süßwasserplankton 1896. S. 151 u. 152. Dieser Autor spricht an der betreffenden Stelle nur von *Ceratium hirundinella* und *Peridinium tabulatum*.

Exemplaren *Anuraea aculeata* Ehrb. Ferner war ziemlich häufig ein tief torfbraunes *Peridinium* zu erblicken, welches aber sicher kein *Perid. tabulatum*, sondern eine bisher überhaupt noch nicht beschriebene Species ist, welcher ich die Bezeichnung *Peridinium abscissum* beigelegt habe. Ich gebe davon nachstehend die Diagnose:

Peridinium abscissum n. sp.

Vorder- und Hinterhälfte des Zellpanzers sind nahezu gleich groß, aber von sehr verschiedener Form. Die Vorderhälfte ist — bis auf die hervorstehenden Kanten der Deckplatten — breit abgerundet (oval); die Hinterhälfte hat im Gegensatz dazu ausgeschweifte (konkave) Konturen und endet wie abgeschnitten, sodass die Benennung „*abscissum*" als die passendste für diese Species erscheint. Die Höhe des vorliegenden Panzerflagellaten ist 62 μ, die Breite in der Querfurchengegend 64—66 μ und die Abmessung in dorsoventraler Richtung 50—53 μ. Als ein besonderes Merkmal ist noch hervorzuheben, dass zu beiden Seiten des abgestutzten Hinterendes gewöhnlich 2 hyaline Dörnchen stehen, die jedoch bei manchen Exemplaren vollständig fehlen. Vorkommen: planktonisch und ziemlich häufig. Habitat: Achensee (Tirol).

Bei flüchtiger Durchsicht eines Planktonfanges und unter Anwendung einer schwächeren (vielleicht 50mal.) Vergrößerung lässt sich dieses *Peridinium* sehr leicht mit *tabulatum*, welches annähernd dieselbe Größe und Färbung besitzt, verwechseln, aber mit stärkeren Linsen angesehen, tritt sofort seine völlig abweichende Gestalt hervor, die mit keiner der bisher bekannt gewordenen Süßwasserperidineen Aehnlichkeit hat.

Ein anderer Fund, den ich in der mir vorliegenden Planktonprobe machte, ist eine Heliozoon von etwa 50 μ Durchmesser mit 30—40 μ langen röhrenförmigen Kieselstrahlen, welche sich nach ihrem distalen Ende hin ein wenig erweitern. Wir haben es hier — soweit sich dies am konservierten Material entscheiden lässt — mit *Acanthocytis lemani* Pénard zu thun, und zwar mit der von diesem Autor beschriebenen typischen Species, welche zuerst im Genfer See aufgefunden wurde. Dieses elegante Sonnentierchen kommt auch in den norddeutschen Seebecken zahlreich vor, zeigt sich aber hier in einer etwas kleineren Form (mit durchweg cylindrischen Kieselröhrchen), die ich var. *ploenensis* genannt habe (Durchmesser: 35—40 μ).

Vereinzelt habe ich auch, wie erwäht, das von Brehm nicht gesehene Rädertier *Anuraea aculeata* Ehrb. angetroffen; desgleichen eine *Mastigocerca sp.*, die aber nicht zu bestimmen war, weil sie nur in einem beschädigten Exemplar vorlag.

Die Gattung *Dinobryon*, welche Dr. Brehm als im Achensee fehlend anführt, fand ich mehrfach in kleinen, aus 4—5 Gehäusen

bestehenden Kolonien. Die Becher hatten nur die geringe Länge von 30 μ; das unterste sogar nur eine solche von 21 μ. Die Kolonien entsprechen in ihrem Habitus der Species *D. sertularia* Ehrb.

Dagegen fand ich die Wahrnehmung Dr. Brehm's, dass es mit dem Phytoplankton des Achensees sehr schwach bestellt sei, vollauf bestätigt, insofern ich außer einigen flottierenden Fäden von *Zygnema stellinum* nur ganz vereinzelt folgende Mikrophyten zu konstatieren im stande war: Kolonien von *Coelosphaerium sp.*, aus sehr kleinen Zellen bestehend, von 46 μ Durchmesser, *Closterium pronum* West (230 μ l.), *Diatoma tenue* Lyngbye, *Nitzschia aciculacis* W. Sm. und *Synedra acus* W. Sm. (187 μ l.).

Zum Schluss möchte ich noch einige Worte über die *Bosmina*-Species erwähnen, die ich in meiner Probe aus dem Achensee vorgefunden habe. Es waren Exemplare von 500 μ Länge und 360 μ Schalenhöhe. Der hintere (abgestutzte Schalenrand) maß 300 μ. Der Dorn (Mucro) war 66 μ lang und zeigte auf seiner Unterkante die leichte Andeutung einer einzigen Einkerbung. Die großen Antennen hatten eine Länge von 300 μ. Das Auge besitzt eine längliche Form, ist groß und dem Stirnrande sehr angenähert. Vom Ansatzpunkte der großen Antenne steigt der Schalenkontur in weitem Bogen bis zur Rückenmitte, um von da fast geradlinig bis zur oberen Ecke des hinteren Schalenrandes abzufallen. Gerade dieses Merkmal erschien mir bei allen Exemplaren als sehr charakteristisch. Die Schalenskulptur besteht auf dem Kopfteile dieser *Bosmina* aus den gestreckten Maschen einer netzförmigen Zeichnung, die sich aber am Rücken allmählich wieder verliert, so dass mindestens zwei Drittel des Panzers völlig glatt und maschenlos bleiben. Die Bewehrung der Abdominalkrallen bilden 4 Dörnchen, von denen 3 auf dem proximalen Ende der Klaue selbst stehen, während der 4. (sehr kleine) auf dem Krallenträger seinen Platz hat. Wenn auch diese *Bosmina* offenbar zum Formenkreise der *B. coregoni* Baird) zu rechnen ist, so möchte ich sie doch nicht, wie Dr. Brehm vorschlägt, zu den Vertretern der *Dollfusi*- und *Ceresiana*-Gruppe (Burckhardt's), sondern vielmehr zur var. *lariana* desselben Autors[1]) stellen, mit der sie die meisten Aehnlichkeiten aufzuweisen hat. Noch richtiger freilich dürfte es sein, wenn man diese dem Achensee eigentümliche *Bosmina* als solche kennzeichnen und ihre Hauptmerkmale in einer speziellen Diagnose festlegen würde. [87]

Plön, Biologische Station, 8. November 1902.

---

1) S. Burckhardt: Faunist. und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz (Taf. 20, Fig. 7), 1900.

Reinke. Einleitung in die theoretische Biologie.

Berlin. Gebr. Paetel.

Kaum ein halbes Jahrhundert arbeiten die unzähligen wissenschaftlichen Laboratorien an dem großen Problem, die Geheimnisse der Natur zu erschließen. Trotz dieser kurzen Spanne Zeit ist das Material von Thatsachen und Thatsächelchen ins Ungeheuere angewachsen. Da begrüßen wir jene Männer, welche von Zeit zu Zeit die schwierige Aufgabe zu lösen versuchen, aus all den Errungenschaften der Beobachtungen eine Bilanz zu ziehen. Eine Bilanz wollen wir nicht von einem jungen unerfahrenen Büreauangestellten; eine Bilanz imponiert erst, wenn der Rechnungsführer im Geschäfte durch langjährige Arbeit sich eingelebt hat. Eine solche vertrauenerweckende Bilanz ist das vorliegende Buch, welches, wie des Verfassers „Die Welt als That", aus den Errungenschaften des verflossenen Jahrhunderts die Grundfragen des wissenschaftlichen Strebens beantworten möchte. Den Mechanismus des Lebens, jener eigentümlichen Arbeitsleistung der Pflanzen und Tiere kennen zu lernen, dazu hat sich die Biologie als eigene Wissenschaft herausgebildet; über die biologischen Beobachtungen soll ja in dieser Zeitschrift referiert werden. Dass all den Lebensvorgängen physikalische und chemische Erscheinungen zu Grunde liegen, das lehrt uns die Physiologie, jene streng mathematisch beobachtende Wissenschaft, welche außer dem Laboratorium kein anderes Mittel der Erkenntnis zulässt. Der Biologe ist zufrieden, wenn er den Lebensmechanismus arbeiten sieht, der Physiologe sucht hinter diesen Lebenserscheinungen die Wirksamkeit bekannter oder neu zu entdeckender Naturkräfte, welche dem Experiment zugänglich sind. Man vergisst es zu oft, dass die Physiologie erst seit wenigen Dezennien arbeitet; man ist ungehalten darüber, dass sie in das Dunkel der Lebenserscheinungen noch so wenig Licht gebracht, und daher wird die Verlockung immer größer, aus dem philosophischen Denken heraus eine Erklärung des Wesens der Lebenserscheinungen zu geben. So entstand denn die theoretische Biologie, eine Revue über das Thatsachenmaterial der biologischen Beobachtungen und physiologischen Resultate mit Ergänzung der ungelösten Grundfragen der Biologie durch das philosophische Denken. Von Männern wie Reinke lassen wir uns eine solche theoretische Biologie gern gefallen, würden es aber bedauern, wenn bloße biologische Beobachtungen und theoretisierende Zusammenfassung die experimentelle Physiologie zurückdrängen sollte. Reinke's „Einleitung in die theoretische Biologie" ist ganz auf dem Grundsatze Joh. Müller's aufgebaut: „Die wichtigsten Wahrheiten in den Naturwissenschaften sind weder allein durch Zergliederung der Begriffe der Philosophie noch allein durch bloßes Erfahren gefunden worden, sondern durch eine denkende Erfahrung, welche das Wesentliche von dem Zufälligen in den Erfahrungen unterscheidet und dadurch Grundsätze findet, aus welchen viele Erfahrungen abgeleitet werden. Dies ist mehr als bloßes Erfahren und wenn man will eine philosophische Erfahrung."

Die sechs Abschnitte, in welchen Reinke seine Dominantentheorie zum Ausdrucke bringt, rechtfertigen den Titel „Einleitung in die theoretische Biologie“, denn jeder Abschnitt liefert ein Thema für ein ganzes Werk, das „der Zukunft die Anregung giebt, eine theoretische Biologie zu schaffen“.

Im ersten Abschnitte kennzeichnet Reinke das Verhältnis der Biologie zur Philosophie. Vom Katheder der Studierstubenphilosophen aus wird dem Botaniker und Zoologen so oft das Wort zugerufen: „Schuster bleib bei deinem Leisten!“ und damit angedeutet, es sei nicht gestattet, aus einer mühevollen Lebensarbeit im Laboratorium Schlüsse zu ziehen, welche in das philosophische Gebiet hinübergreifen. Diesem Ansinnen gegenüber wahrt sich Reinke das Recht mit folgenden Worten: „Ich gelange zu dem Ergebnis, dass die theoretische Biologie Fühlung zu halten hat mit der Naturphilosophie, sofern auch letztere auf dem festen Fundamente der Erfahrung sich aufbaut oder in ihren Deduktionen sich wenigstens mit den Ergebnissen der Erfahrung nicht in Widerspruch setzt. Um so lebhafter wird das Gefühl des Biologen sich aufbäumen gegen philosophische Versuche, die unbekümmert um die Thatsachen oder gar im vollen Widerspruch mit ihnen, am Schreibtische die Erklärung biologischer Vorgänge diktieren wollen.“ „Während die Biologie es als ihr gutes Recht beansprucht, den Zusammenhang aller der Beobachtung zugänglichen Erscheinungen ihres Gebietes auch ihrerseits durch die Denkthätigkeit zu ergänzen, überlässt sie es der Philosophie, nach den letzten Gründen jener Lebenserscheinungen zu fragen.“ „Um so entschiedener ist aber die Biologie verpflichtet, der Philosophie das Recht zu bestreiten, auf Grund willkürlicher, aus der Luft gegriffener Annahmen oder auf Grund von Irrtümern, die seitens der Erfahrung längst als solche erkannt sind, haltlose Bauwerke wissenschaftlicher Synthese auszuführen.“ Mit diesen Worten wendet sich Reinke namentlich gegen Wundt's Auffassung des Elementarorganismus der Zelle (9. Kap.). Als oberster Leitgedanke wird von Reinke das Streben nach Wahrheit hingestellt. Wohl wird die absolute Wahrheit für uns in den meisten Fällen unerreichbar sein, ein Ideal bleiben. Dagegen ist es Pflicht der Biologie, stets vorwärts zu dringen, die Wahrheit, die zu erreichen in unserer Zeit möglich ist, zu besitzen.

Als philosophische Probleme, welche durch die theoretische Biologie gelöst werden sollten, werden genannt:

a) Das Zellproblem, b) das Problem der Form, c) das Problem der Notwendigkeit, d) das Problem der Kräfte, e) das psychische Problem, f) das vitalistische Problem, g) das Problem der Abstammung. Die Mittel, diese Probleme zu studieren, sind die Beobachtung, d. h. die Erfahrung und das Nachdenken darüber. Alles, was in der Vergangenheit und Zukunft der Beobachtung nicht zugänglich ist, müssen wir als transcendent bezeichnen. Der Biologe erschrecke nicht vor diesem anrüchigen Ausdrucke „Transcendent“, mit welchem z. B. bezeichnet werden müssten: „Die

Schaffung der Urzellen, die Phylogenie der Mehrzahl der jetzt lebenden Organismen, die Erhaltung des Lebens in der Fortpflanzung etc." Dabei ist zu bemerken, dass diese Begriffe wohl für unsere Zeit transcendent sind, durch die Entwickelung der Wissenschaft dagegen in die Reihe der lösbaren Probleme eingeführt werden können. So gut wir in der Biologie von transcendenten Begriffen sprechen müssen, so gut sind in der Biologie auch die Hypothesen anzuwenden, Schlussfolgerungen, wo die Lücken der Erfahrungen durch den Verstand überbrückt werden. Die Hypothesen sind ein Produkt der wissenschaftlichen Synthese, welche auch dem Biologen neben der analytischen Methode unumgänglich notwendig ist.

Nachdem Reinke in 2 Kapiteln die Begriffe „Leben" und „Psychisches" berührt hat, kommt er zur Feststellung des grundsätzlichen philosophischen Standpunktes: „Vitalismus und Materialismus" und entwickelt in diesem Kapitel seine Grundsätze, welche für das ganze Werk wegleitend sind. Den Ausdruck „Lebenskraft" als Bezeichnung einer einzigen Kraft, welche die Lebenserscheinungen hervorbringen, weist er energisch von sich. Doch bekennt er sich auch nicht zu der bloßen materialistischen Auffassung, wonach nur physikalische und chemische Kräfte die Lebensfunktionen hervorbringen sollten. Wie bald und wie sehr die Wissenschaft in hochmütigem Selbstvertrauen in strengen Dogmatismus ausartet, das hat der Materialismus gezeigt, wo jeder, welcher hinter den Lebenserscheinungen außer den bekannten chemischen und physikalischen Kräften noch einen unbekannten Faktor sah und zu erkennen suchte, einem mitleidigen oder verächtlichen Lächeln begegnete. Dem gegenüber betont Reinke wohl das energetische Prinzip, welches den Lebenserscheinungen zu Grunde liegt. Diese wirkenden Energien kennen zu lernen, ist die erste Aufgabe der Biologie. Aber immer wird ein Rest zurückbleiben, welcher nicht in die Energetik eingeräumt werden kann. Dieser Rest ist nicht eine einzige unbekannte Lebenskraft, sondern sie ist ein verwickeltes Getriebe von einzelnen Faktoren und kann als Lebensprinzip bezeichnet werden. Nicht eine einzige Uhrkraft bewirkt, dass der Zeiger in 12 Stunden einen Umkreis macht, sondern es ist diese Erscheinung in der Maschinenstruktur bedingt und mit dieser Maschinenstruktur vergleichbar ist das Lebensprinzip.

In 6 Kapiteln behandelt Reinke das naturphilosophische Thema: „Die Notwendigkeit im biologischen Geschehen" und zeigt auch mit diesem zweiten Abschnitte, dass seine „theoretische Biologie" nichts anderes ist als eine Naturphilosophie auf dem Gebäude biologischer Forschung aufgebaut. „Alles gesetzmäßige Geschehen in der Natur vollzieht sich mit Notwendigkeit, und jeder Zusammenhang unter den Lebenserscheinungen, sofern er gesetzmäßig verläuft, ist ein notwendiger." Die biologische Notwendigkeit unterscheidet er in die kausale und die finale. Jeder Lebensvorgang ist bedingt durch die vorausgegangenen Erscheinungen wie auch durch die Finalität, da die Existenz von der

Organisation notwendig abhängig ist. Die finale Notwendigkeit, welche zur zweckmäßigen Ausbildung der Organismen führt, schreibt Reinke nur den Organismen zu und würdigt dieselben einer ausführlichen Betrachtung. Natürlich muss der Verfasser auch Stellung nehmen zur teleologischen Weltanschauung. „Meine eigene Ueberzeugung geht dahin, dass die Teleologie den wichtigsten Teil der theoretischen Biologie ausmacht, weil die Organismen nur teleologisch verstanden und erklärt werden können und eben dadurch einen fundamentalen Gegensatz zur anorganischen Natur bilden, für deren Erklärung die Mechanik und der Chemismus ausreichen. Denn überall verkörpern sich Zwecke im Gesamtorganismus wie in seinen Teilen. Man ist versucht, so weit zu gehen und zu sagen: Der Zweck und die Zweckmäßigkeit sind das innerste Wesen des Lebendigen selbst.“ Nach Anführung einer Menge biologischer Erscheinungen zur Erhärtung dieses ausgesprochenen Standpunktes, und nachdem er auch das Auftreten von unzweckmäßigen Einrichtungen nicht von der Hand gewiesen, kommt er noch einmal zum Schlusse: „Zweckmäßigkeit, Vorbereitung und Zielstrebigkeit sind aber notwendig, um mit physikalischen und chemischen Mitteln einen Organismus zu stande kommen zu lassen; sie erscheinen uns um so notwendiger, je komplizierter der Organismus ist.“ Durch diese Betrachtungen führt der Verfasser den Leser hinüber zu den Begriffen „Anpassung“ und „Selektion“, welchen 3 Kapitel gewidmet werden. Aus der finalen Notwendigkeit ergiebt sich die Anpassung. „Das Prinzip der Anpassung ist für uns ein Gegebenes, eine Grundeigenschaft der Organismen, wie die Trägheit eine Grundeigenschaft der Materie.“ Dann tritt die Selektion hinzu und beseitigt alles, was nicht zweckmäßig ist.

„Die in den Organismen wirksamen Kräfte und Gesetze“ lautet die Ueberschrift des 3. Abschnittes. Unter Kraft versteht Reinke eine wirkende Ursache im weitesten Sinne. „Während man die Kraft definieren kann als die Fähigkeit, etwas zu wirken, verstehen wir unter Energie die Fähigkeit, mechanische Arbeit zu leisten.“ In diesem Sinne wäre also der Begriff „Energie“ in demjenigen der „Kraft“ eingeschlossen. Dass es Kräfte gebe, welche nicht mit Energie identisch seien, drückt er auf folgende Weise aus: „Während wir eine Willenskraft, eine Vorstellungskraft, eine Denkkraft in uns selbst, die wir doch auch zu den Organismen gehören, unterscheiden, giebt es andere Kräfte, die uns in ihrem Wirken bei jedem Organismus mit gleicher Deutlichkeit entgegentreten: Das sind die formbildenden Kräfte, die eine Pflanze und ein Tier aus der Keimzelle gestalten und die stoffbildenden Kräfte, die das Rohmaterial der Nahrung in die besonderen Baustoffe und Arbeitsstoffe der Zellen umwandeln. Diese Kräfte wirken mit energetischen Mitteln, sie selbst zeigen indes keine Beziehungen der Aequivalenz mit mechanischer Energie.“ In den Organismen wirken folgende Energien, welche von außen den Organismen zugeführt werden: Licht, Wärme, Schwerkraft, chemische Energien und vielleicht noch andere, bis jetzt unbekannte

Energien. Alle diese Energien wirken gesetzmäßig, d. h. in den Organismen kann man eine geordnete Folge von Vorgängen beobachten. Den wichtigsten Ausdruck dieser biologischen Gesetze bildet die Form, die Gestalt der Organismen. „Die Gestalt baut sich auf aus dem Stoff, und sie kommt zu stande, indem zum Prinzip der Kraft und der Energie, die überall den Stoff beherrschen, das Prinzip der Richtung hinzutritt.“ Wie mannigfach diese die Gestalt erzeugenden Gesetze sind, das veranschaulicht Reinke durch die einzellige Alge *Caulerpa,* welches Genus von ihm 1900 eine ausführliche Bearbeitung gefunden hat. Die Gestalt eines Organismus stellt also den Ausdruck eines inneren, wirkenden Gesetzes dar. Wir müssen uns daher den Begriff „Organisation“ näher ansehen. „Wir mögen uns den Organismus einer Pflanze oder eines Tieres so einfach vorstellen, wie wir wollen, immer ist es mehr als ein Aggregat chemischer Verbindungen, mehr als eine Masse von eigentümlichem Molekulargefüge, mehr als eine Summe physikalischer und chemischer Kräfte. Die chemischen Verbindungen, welche ihn zusammensetzen, bilden einen geordneten Aufbau, ein Gefüge, wie die Ziegel und Balken in einem Hause, die Teile in einem Uhrwerk; und die Kräfte, die darin walten, sind an ein streng gesetzmäßiges Wirken gebunden.“ „Das Wesen der Organisation besteht also in einer spezifischen Struktur des Organismus und in spezifischen Bewegungen des durch jene Struktur bedingten mechanischen Apparates, die durch gesetzmäßig geordnete Kräfte unterhalten werden.“

Schon in „Die Welt als That“ hat Reinke an Stelle des bei vielen Biologen üblichen Ausdruckes „innere Kräfte“ die Bezeichnung „Dominanten“ gebraucht. Man könnte diese „Einleitung in die theoretische Biologie“ auch die Dominantenlehre nennen, handelt es sich doch im ganzen Buche darum, dieser philosophischen Deutung der Dominanten Nachdruck zu verschaffen. Unter diesen Dominanten sind die richtenden, gestaltenden Kräfte zu verstehen, welche keine Energien sind. So gut sie von einem Organismus auf den Tochterorganismus vererbt werden, so gut vergehen sie, wenn der Organismus zerfällt. Reinke unterscheidet zwei Formen von Dominanten: Die Arbeitsdominanten und die Bildungsdominanten. „Die Entstehung der verschiedensten Kohlenstoffverbindungen in der Pflanze und im Tier ist das Werk von Arbeitsdominanten.“ „Der Organismus gestaltet sich aus sich selbst heraus, durch Kräfte, die in ihm liegen, die, wenn wir von den Anpassungen einmal absehen, ihm nicht von außen her aufgeprägt werden; und diese Kräfte sind die Gestaltungsdominanten.“ Insofern man jedes zweckmäßige Handeln als intelligent bezeichnen kann, sind auch die Dominanten als intelligente Kräfte zu benennen. Nun ist aber zwischen einer bewussten und einer unbewussten Intelligenz zu unterscheiden. Die zweckthätige Intelligenz im Pflanzen- und Tierkörper ist eine maschinenmäßige, eine unbewusste, während bei den höheren Tieren und beim Menschen noch ein bewusstes intelligentes Handeln vorkommt. Wo die Grenze dieser beiden

Intelligenzen liegt, kann auch Reinke nicht angeben. Bisher hat man dafür 2 verschiedene Ausdrücke angewendet: Intelligenz i. e. S. und Instinkt. Diesem letzteren, häufig so unklaren Begriffe widmet Reinke das 21. Kapitel. Der Instinkt ist der unbewusste Trieb zur Verwirklichung von Zwecken; es ist ein Imperativ, ein Zwang. In dieser Fassung ist der Instinkt nicht nur der Tierwelt, sondern auch den Pflanzen zuzusprechen. Dann aber werden Begriffe wie: „Bildungstrieb", „Geschlechtstrieb", „Selbsterhaltungstrieb" etc. als besondere Arten des Instinktes erklärt. So gut der Instinkt dem menschlichen Organismus nicht fremd ist, so wenig kann die Intelligenz oder die bewusste Zielstrebigkeit den Tieren abgesprochen werden. Nach der vorausgegangenen Definition der „Dominanten" ist es klar, dass der Begriff des „Instinktes" durch die Wirksamkeit von Dominanten erklärt wird. Das führt Reinke wiederum zum Vergleiche der Organismen mit Maschinen. „Erblicken wir das Wesen des Organismus in seiner Form, die durch den Energiewechsel belebt ist, zu dem eine Beseelung hinzutritt, so entsteht die Frage, ob wir eine gewisse Beseelung nicht auch der Maschine zusprechen müssen? Gewiss ist es ungebräuchlich, von einer Seele der Maschinen zu sprechen; aber der mangelnde Brauch darf uns nicht hindern, einen Begriff in alle möglichen Konsequenzen zu verfolgen. Und wenn die Uhr uns das Zeitmaß kündet, ein Orchestrion aus seinem Innern heraus ein Musikstück ertönen lässt, ein Phonograph Reden hält, ist dies im Prinzip etwas so ganz anderes, als wenn der Kanarienvogel singt, der Papagei mit Lauten der menschlichen Sprache, der Hund mit ausdrucksvollen Gebärden seinen Herrn begrüßt? Wenn jene lebenden Maschinen durch solche Mittel ihrer Seelenstimmung Ausdruck verleihen, warum darf man da nicht von einer in ihrer Thätigkeit zwar beschränkten Seele sprechen, die der Mensch seinen Maschinen einhauchte, der Uhr, dem Orchestrion, dem Phonographen etc.?

Thun wir dies einmal, so ist die Seele der Maschinen aber ganz gewiss eine Dominantenseele, die lediglich von der Konfiguration des Apparates und der zugeführten Betriebsenergie abhängt, eine Generaldominante, die durch hunderte von Spezialdominanten höherer und niederer Ordnung bedingt ist. Was wird uns bei Voraussetzung der Analogie zwischen Organismus und Maschine da näher gelegt, als die Hypothese, dass auch die Seele der Tiere, Pflanzen und Zellen auf der Konfiguration des materiellen Systems ihres Körpers beruht, dass sie also einer mechanistischen Erklärung fähig ist, dass sie mit einem Worte auch eine Dominantenseele ist." — Die erste Lektüre dieses Vergleiches wird manchen Leser eigenartig berühren; aber ein vorurteilsloses Folgen von Begriff zu Begriff wird dieser Dominantentheorie viele Freunde verschaffen. Und man wird mit Reinke sagen: „Man mag über diesen Analogieschluss noch so sehr erschrecken, man mag ihn noch so sehr verurteilen, man wird doch schwerlich die Auffassung widerlegen können, dass die allgemeinen psychischen Kräfte der Organismen maschinelle Kräfte oder mit anderen Worten Dominanten sind."

Als „ein physiologisch unerklärbares Novum“ tritt das Bewusstsein hinzu.

Wohl eine der größten Errungenschaften der modernen Naturwissenschaft der Organismen ist die Erkenntnis, dass die Lebenserscheinungen am besten bei den einzelligen Organismen studiert werden. Daher ist es zu begrüßen, wenn Reinke im weiteren Abschnitte der theoretischen Biologie mit dem Elementar-Organismus sich beschäftigt. Als einen wichtigen Schritt in der Biologie bezeichnet er die Erkenntnis, dass die Zelle, und zwar die vielkernige so gut wie die einkernige, eine biologische Einheit darstelle, ein individualisierter Organismus sei. Wer freilich die hochorganisierten Siphoneen kennt, dem wird es schwer fallen, eine *Caulerpa* etc. als Einzelzelle hinzustellen, während andererseits gerade bei diesen Organismen eine kleinere Umschreibung des Zellbegriffes schwer fallen möchte. In 3 Kapiteln behandelt er das Protoplasma und den Zellkern, ohne neue Gesichtspunkte hinzuzufügen. Das Protoplasma fasst er als chemisches Gemisch auf, welches aber durch eine besondere biologische Struktur zu einer biologischen Einheit gestaltet ist, wie die Metallteile einer Uhr zu einer mechanischen Einheit gefügt sind. Der Unterschied einer Zelle und eines chemischen Gemisches (Chemose) ist ein fundamentaler, während die einfache Pflanzenzelle vom höchstorganisierten Wirbeltierkörper sich nur graduell unterscheidet. Eine ausgedehnte Besprechung widmet Reinke der Assimilation und der Dissimilation, welche beide als Ernährung zusammengefasst werden. Während die erstere potentielle Energie erzeugt, schafft die letztere kinetische Energie. Die Erzeugung von kinetischer Energie kann vor sich gehen durch Atmung und Spaltung. In der Atmungstheorie hält Reinke gegenüber Pfeffer an der Theorie über die Aktivierung des Sauerstoffes fest. Nach dieser Anschauung würde durch eigenartige Substanzen, die sogenannten Autoxydatoren das Sauerstoffmolekül gespalten und dadurch die rasche Oxydation der Kohlenhydrate etc. durch den atomisierten Sauerstoff ermöglicht. Als Sitz der Atmung hält er die peripheren Plasmaschichten trotz den Aussetzungen Pfeffer's aufrecht. — Von den Spaltungsvorgängen erwähnt er namentlich die Eiweißzersetzung und die Gärung. Die Assimilation giebt Reinke Veranlassung, in 2 getrennten Kapiteln zu sprechen über: a) Die Zersetzung der Kohlensäure und b) die Synthese organischer Stoffe, wobei ausführlich dem chemischen Getriebe dieses ebenso verwickelten als interessanten Lebensprozesses nachgegangen wird. Diese beiden Kapitel liefern die Resultate der physiologischen Forschung und sind auf diesem Boden diskutierbar. Wo aber das Experiment aufhört, da setzt wiederum die „theoretische Biologie“ ein mit den Worten: „Wir sehen die Stoffe fortwährend sich umwandeln, den absoluten und relativen Energieinhalt, das Verhältnis von potentieller und kinetischer Energie unausgesetzt wechseln, nichtsdestoweniger hält ein konstanter Faktor dies ganze verwickelte Getriebe in Ordnung. Dieser regulierende Faktor, der noch dazu in der individuellen

Entwickelung des Organismus sich fortwährend, aber gesetzmäßig ändert, ist eine Kraft aber keine Energie, und noch viel weniger kann er in einem Stoff gegeben sein. Ich habe für ihn den Begriff der Dominante eingeführt und weiß nicht, wie die theoretische Biologie ohne denselben auskommen sollte. Je verwickelter das Getriebe des Stoff- und Energiewechsels ist, um so mehr bedürfen wir der Annahme, des gesetzmäßigen Wirkens einer ordnenden, regulierenden Kraft, die bei weiterer Analyse sich in eine große Zahl harmonisch zusammenstimmender Teilkräfte auflöst.“

Sehr verlockend muss für den Naturphilosophen das Thema: „Abstammung der Organismen“ sein. Reinke behandelt es im 5. Abschnitte und widmet ihm 9 Kapitel. Was an der Fortpflanzung der Organismen hauptsächlich zum Diskutieren anregt, das ist die Thatsache, dass z. B. aus einer *Penicillium*-Zelle oder aus der Keimzelle eines Kaninchens stets der nämliche Organismus hervorgeht. Den Grund dieser so „selbstverständlichen“ und doch noch dunklen Erscheinung findet Reinke in einer dynamischen Ursache, welche er als Bildungspotential bezeichnet. Dieses ist nicht eine Energie, sondern nur ruhende Kraft, also eine Dominante. Damit das Bildungspotential in Kraft trete, seien gewisse innere und äußere Bedingungen notwendig. Diese Dominante sei nicht präformativ im gesamten Umfange in der Keimzelle vorhanden, sondern sie habe epigenetischen Charakter, d. h. die erste Stufe ist die Ursache der zweiten, letztere wird die Ursache der dritten Stufe u. s. w., das Bildungspotential wird zum Bildungstriebe. — Die Keimzelle ist aber nicht nur die Trägerin des formgestaltenden Bildungspotentials, welches die Erhaltung der Art garantiert, sie ist auch die Trägerin der Vererbung, d. h. der Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Kinder. Wenn wir die „Eigenschaften“ eines elterlichen Organismus als Maschinenstruktur auffassen, dann besteht die Vererbung in einer Uebertragung dieser Maschinenstruktur, also eines Dominantensystems. Aber wie diese Uebertragung stattfindet, das ist völlig unklar. Gegen eine substantielle Ursache der Vererbung, wie sie die Hypothesen von den Pangenen und dem Idioplasma annehmen, wendet sich Reinke klar und deutlich.

Nach einer ausführlichen Besprechung der Sexualität und des Vorganges der Befruchtung geht der Verfasser zur interessanten Frage über die Mannigfaltigkeit der Organismen über. Mannigfaltig sind die Gewebselemente, welche einen Organismus zusammensetzen. Diese Mannigfaltigkeit ist das Resultat der Ontogenie. Mannigfaltigkeit bis ins Unbegrenzte zeigt sich bei den Individuen und innerhalb der Typen; sie ist das Produkt der Phylogenie. Dass auch Reinke für die phylogenetische Umbildung der Organismen eintritt, das zeigt das reich illustrierte 30. Kapitel, worin eine Menge von Beispielen als Beweismaterial aufgeführt werden. Diese Betrachtung führt natürlich zu dem Hauptthema der meisten Naturphilosophen, zur Frage über die Entstehung der Arten. Große und noch mehr kleine Geister haben sich veranlasst gefühlt,

hier mit zu sprechen. Als Ursachen, die zur Neubildung erblicher Pflanzenformen führen, behandelt Reinke: Die Variation, die Anpassung, die Kreuzung und die Selektion. Jede von diesen Ursachen wird in ihrer Bedeutung abgewogen und bei jeder erhält man den Eindruck der noch unbefriedigten Lösung der Frage.

Zum Schlusse dieses 5. Abschnittes behandelt Reinke das Thema über den Ursprung der Organismen. Festhaltend an der Theorie, dass die Phylogenie ein Abbild der Ontogenie sei, nimmt er eine aufsteigende Reihe der Entwickelung aus Urzellen an, welchen eine Vervollkommnungstendenz inne gewohnt habe. Aber auch darin sei die Phylogenie der Ontogenie analog, dass sie Endpunkte erreiche, und diese Endpunkte seien die konstanten Arten. Ueber die Herkunft der Urzellen äußert sich Reinke sehr klar: „Wenn man annimmt, dass lebendige Wesen überhaupt einmal aus unorganischen Stoffen entstanden sind, so ist meines Dafürhaltens die Schöpfungshypothese die einzige, die den Anforderungen der Logik und der Kausalität und damit einer besonnenen Naturforschung entspricht.“ „Ich verstehe unter Schöpfung die Thatsache, dass am Abschluss der Zeit, wo noch keinerlei Leben auf der Erdoberfläche sich regte, aus den unorganischen Verbindungen der Erdrinde die ersten Organismen entstanden sind durch Kräfte, die jenen unorganischen Stoffen nicht inne wohnen, sondern die von außen her auf sie einwirken mussten; geradeso wie die Kräfte, die Eisen und Messing zu Maschinen gestalten, nicht jenen Metallen eigentümlich sind.“

Der 6. Abschnitt trägt die Ueberschrift: „Der Voluntarismus und die mechanistisch-psychische Auffassung des Lebens;“ denn die Psyche soll auch ein Problem der theoretischen Biologie sein. Reinke hält an einem fundamentalen Unterschiede zwischen lebenden und leblosen Naturkörpern fest und lässt den Lebewesen psychische Qualitäten zukommen. Die niederen Qualitäten seien: Die Entwickelungs-, die Arbeitsdominanten und der Instinkt; die höheren: Denken, Fühlen und Wollen. Reinke widmet dem „Willen“ 2 Kapitel, nimmt Stellung für und gegen die verschiedensten Theorien der Naturphilosophen und sucht dann dieses schwierige Problem auch mit der Dominantenlehre in Einklang zu bringen. Nur den höheren Tieren schreibt er Willensthätigkeit zu, den niederen Tieren und den Pflanzen nur die niedersten Triebe. Die Art des Wirkens ist an beiden Orten die analoge, was ihn eben zur Dominantentheorie zurückführt. —

Es ist kein Zweifel, dass Reinke's „theoretische Biologie“ im Lager der experimentierenden Naturforscher wie in den Kreisen der Naturphilosophen viel zum Denken anregt. Möge an beiden Orten sein Wort Beachtung finden: „Die ganze Wahrheit wird zwar in der Biologie wie in jeder anderen Wissenschaft immer ein Ideal bleiben; aber wir sollen darum kämpfen, ihr so nahe wie möglich zu kommen.“ [84]

Luzern, Oktober 1902. **Hans Bachmann.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. **1. März 1903.** **№ 5.**

Dr. C. Schröter und Dr. O. Kirchner. Die Vegetation des Bodensees.

2. Teil. Lindau 1902.

Der zweite Teil der botanischen Erforschung des Bodensees ist von Professor Dr. C. Schröter bearbeitet und macht uns mit den Characeen, Moosen und Gefäßpflanzen bekannt. Dass auch der Freund dieser Makrophyten in dem scheinbar toten Gebiete der Seebecken manch Interessantes zu finden hat, schildert der Verfasser in seiner gewohnten Lebendigkeit mit folgenden Worten: „Und wenn wir nun in schwanker Barke über die glatte Flut gleiten, sucht das Auge spähend zum Grunde zu dringen und dem verräterischen gefährlichen Element seine Geheimnisse zu entreißen. Mit Spannung erwarten wir den aus der Tiefe heraufgeholten Haken, der den Seegrund durchschleifte; mit Freude begrüßen wir jede dunklere Stelle des Grundes, die uns eine Pflanzendecke verrät. Und diese unterseeischen Landschaften entbehreu keineswegs eines malerischen Zuges: da drängen sich zu Tausenden die zarten niederen Stengel der quirlästigen Armleuchtergewächse; aus ihrem Unterholz ragen, wie schmiegsame Lianen lang flottierend, einzelne Laichkrautstengel und das fein beblätterte Tausendblatt. Förmliche Dickichte, in denen beim leisesten Wellenschlag die glatten Stengel schlangenartig sich krümmen, die Blätter in zierlicher Wellenbewegung fluten, bilden die großen Laichkräuter. Niedere blütenlose unterseeische Mattenteppiche weben die Nadelbinse und der Strandling aus ihren vielfach sich verfilzenden Ausläufern und Blattbüscheln über den Grund. Aus dunklen Tiefen

steigen in dichtem Gewirr die quirlblätterigen Hornblattstengel auf, vom Wellenschlag zusammengetrieben.

Und wenn wir uns vor dem Glast der Sonne — dem doppelten, denn gleißend zittert der Reflex im Gewell — ins Dickicht der Binsen und des geselligen Rohres flüchten, so erzählt uns das leise Rauschen der Blätter von dem ewigen Kampf zwischen Land und See, der nur zu oft — denn der See ist nur ein vorübergehender Lichtblick in der Geschichte des Thales — mit dem Sieg der grünen Pioniere endigt. Eine ernste Mahnung, dieses Bild festzuhalten, ehe es vergeht, ein Grund mehr, uns in das lockende Problem zu vertiefen."

Der Florenkatalog weist 80 Nummern von Gefäßpflanzen auf, welche nach Standortsgruppen geordnet sind. Das Speciesverzeichnis lautet:

I. Characeen.

Chara ceratophylla, aspera, contraria, dissoluta, rudis. Nitella opaca, hyalina, syncarpa. Bemerkenswert ist die große Tiefe (27 m), aus welcher *Chara contraria* gefischt wurde.

II. Moose.

Amblystegium irriguum, A. irriguum var. *lacustre Amann, A. irr.* var. *spinifolium, A. hygrophilum* var. *lanatum Amann, A. riparium* var. *inundatum, Hypnum palustre, H. commutatum, Bryum pseudotriquetrum, Webera Ludwigii forma inignis, Funaria hygrometrica, Didymodon rigidulus, Hydrogonium lingulatum, Fissidens adiantoides, Gyroweissia tenuis* var. *submersa Amann.*

Die Moose gingen im Bodensee nicht tief hinab (1,5 m).

III. Gefässpflanzen.

1. Gruppe: Submerse Wasserpflanzen und submerse Formen der Sumpfpflanzen.

1. *Ceratophyllum demersum*, 2. *Utricularia vulgaris*, 3. *U. minor*, 4. *Elodea canadensis*, 5. *Potamogeton lucens*, 6. *P. perfoliatus*, 7. *P. crispus*, 8. *P. pectinatus*, 9. *P. vaginatus*, 10. *P. pusillus*, 11. *P. trichoides*, 12. *P. perfoliatus* und *crispus*, 13. *P. densus*, 14. *P. zizzii*, 15. *P. gramineus*, 16. *Myriophyllum spicatum*, 17. *Ranunculus divaricatus*, 18. *R. trichophyllus*. Eine ausführliche Darstellung haben die *Potamogeton*-Arten erfahren, wobei namentlich auf die Ueberwinterung durch Winterknospen etc. Rücksicht genommen wurde.

2. Gruppe: Emerse Wasserpflanzen mit Schwimmblättern.

19. *Nuphar luteum*, 20. *Nymphaea alba*, welche beide auch Landformen bilden.

3. Gruppe: Sumpfpflanzen.

21. *Scirpus lacustris*, 22. *Phragmites communis*, 23. *Heleocharis acicularis*, 24. *Litorella lacustris*, 25. *Ranunculus reptans*, 26. *Myosotis palustris* var. *caespititia*, 27. *Agrostis alba* var. *flagellaris forma fluitans*, 28. *Deschampsia caspitosa* var. *rhenana*, 29. *Juncus lampro-*

carpus forma fluitans, 30. *Samolus Valorandi*, 31. *Polygonum lapathifolium* var. *nodosum forma natans*, 32. *P. amphibium*, 33. *Nasturtium amphibium*, 34. *N. riparium*, 35. *Phalaris arundinacea*, 36. *Glyceria spectabilis*, 37. *Leersia oryzoides*, 38. *Alopecurus fulvus*, 39. *Catabrosa aquatica*, 40. *Typha latifolia*, 41. *T. angustifolia*, 42. *Carex stricta*, 43. *C. Goodenovii*, 44. *C. Oederi*, 45. *C. ampullacea*, 46. *C. paludosa*, 47. *C. riparia*, 48. *Molinia coerulea*, 49. *Scirpus compressus*, 50. *Cyperus fuscus*, 51. *Triglochin palustre*, 52. *Juncus alpinus*, 53. *Iris pseudacorus*, 54. *Ranunculus flammula*, 55. *R. sceleratus*, 56. *Thalictrum flavum*, 57. *Parnassia palustris*, 58. *Taraxacum paludosum*, 59. *Equisetum palustre*, 60. *Equisetum variegatum*, 61. *Allium Schoenoprasum* var. *sibiricum*.

Von diesen Pflanzen rechnet der Verfasser Nr. 21 und 22 zur eigentlichen Seeflora, und die anderen benennt er als Grenzflora. Als Grenzzone bezeichnet Schröter den schmalen Streifen, der zwischen dem mittleren Hochwasser- und Niederwasserstand liegt. „Biologisch müssen wir den geographischen Begriff der Grenzzone in drei prinzipiell verschiedene Teile scheiden, nämlich:

a) den landwärts gelegenen Teil regelmäßig überschwemmter Sumpfwiesen,

b) den seewärts gelegenen Teil dieser Sumpfwiesen, die „Verlandungszone“ derselben,

c) den vegetationsarmen Kies- oder Sandstreifen, der vielerorts zwischen Uferrand und Wasserspiegel sich dehnt.“

Der erste Teil dieser Grenzzone hat als reines Land mit der kurzen Ueberschwemmungszeit nichts oder nur wenig an der Flora geändert und fällt also nicht in den Rahmen obengenannter Arbeit. Die übrigen Grenzbewohner gliedert der Verfasser in folgende Gruppen:

a) Aus der Seeflora stammende Landformen der Wasserpflanzen. *Pot. gramineus*, *Zizii*, *Ran. trichophyllus*, *divaricatus*, *Myriophyllum spicatum*.

b) Typische Bewohner der Grenzzone.
   α) Niedere Rasen. Nr. 23—29.
   β) Hohe, locker stehende, nie ganz submerse Stauden. Nr. 30—33.

c) Aus der Flora der Sumpfwiesen und Gräben stammend, auf der Grenzzone, seltener auch ins ständig überschwemmte Gebiet vorrückend.
   α) Aus der Flora der Gräben, Teichränder und Bachufer stammend. Nr. 30—40.
   β) Bestandteile der zusammenhängenden Verlandungsformation. Nr. 41—46.
   γ) Vereinzelte Vorposten der Sumpfwiesenflora. Nr. 47—59.

d) Von alpinen Sumpfwiesen stammend. Nr. 60.

Die beiden Bestandteile der Seeflora (*Scirpus* und *Phragmites*) haben eine ausführliche Behandlung gefunden (13 Figuren und 2 Tafeln), und auch die übrigen Pflanzennamen sind von zahlreichen biologischen Bemerkungen begleitet.

4. Gruppe: Bewohner des bewässerten Kies- und Sandbodens der Ebene und der Alpen.

62. *Myricaria germanica*, 63. *Hippophae rhamnoides*, 64. *Saxifraga oppositifolia* (als Glacialrelikt), 65. *Linaria alpina*, 66. *Saxifraga aizoides*, 67. *Gypsophila repens*.

5. Gruppe: Trockenlandpflanzen.

68. *Erucastrum obtusangulnm*, 69. *E. Pollichii*, 70. *Passerina annua*, 71. *Reseda lutea*, 72. *Galeopsis versicolor*, 73. *Eupatorium cannabinum*. 73—78 Samen von Gehölzern.

Als *Pleuston* wird diejenige Flora bezeichnet, welche nicht Bodenflora und nicht Plankton ist, also die makrophyte Schwimmflora. Im Bodensee gehören zum *Pleuston* nur *Utricularia*, *Ceratophyllum* und in sehr geringer Entwickelung *Lemna*.

Die gewonnenen Resultate werden in einer ausführlichen tabellarischen Uebersicht zusammengestellt.

Der zweite Abschnitt ist betitelt: Die Pflanzenformationen der See- und Grenzflora des Bodensees. Dieses Thema führt den Verfasser in die Diskussion der Nomenklatur in der Formationslehre hinein, was hier nicht weiter behandelt werden kann. So hübsch die Schlussübersicht über die Formationen der Bodenseeflora ist, so können wir nicht ohne weiteres derselben zustimmen. Ausdrücke wie „Scenedesmetum“ etc. werden schwerlich in der botanischen Sprache Eingang finden, was übrigens nicht zu bedauern ist. **H. Bachmann.** [82]

Ueber das Phytoplankton des Themsestromes.

Mitteilung von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

Herr Dr. F. E. Fritsch von Jodrell Laboratory in Kew hat im Laufe des verflossenen Sommers (Juli, August) das Plankton der Themse untersucht und damit einen Beitrag zu unserer Kenntnis des Auftriebes der Flüsse und Ströme geliefert. In Deutschland sind solche Forschungen zuerst von Lauterborn am Rhein bei Ludwigshafen, dann von Br. Schröder und Zimmer an der Oder bei Breslau angestellt worden. Ich selbst habe verschiedene kleinere Mitteilungen über das Plankton der Pleiße, Schlei, Trave, Dahme und Elbe gemacht, wobei ich Veranlassung fand, die schwebende Organismenwelt des fließenden Wassers als „Potamoplankton“ von derjenigen der Teiche (Heleoplankton) und Seen (Limnoplankton) zu unterscheiden. Ganz neuerdings hat Brunnthaler die Donau bei Wien betreffs ihres Planktons einer Inspektion unterzogen und die beiden russischen Forscher Zykoff und Bolohonceff betrieben Studien über die limnetischne Tiere (resp. Pflanzen) der Wolga.

Die von Fritsch nach und nach in der Themse aufgefischten Mikrophyten sind die folgenden:

I. Chlorophyceen:

Scenedesmus quadricauda (Turb.) Bréb.
„ *quadricauda*, var. *horridus* Kirch.
„ *acutus* Meyen
„ *acutus*, var. *obliqus* Rab.
„ *acutus*, var. *dimorphus* Rab.
Pediastrum boryanum
„ *pertusum* Kütz.
Pediastrum pertusum, var. *clathratum* A. Br.
Botryococcus brauni Kütz.
Ophiocytium circinatum Wolle
Rhaphidium pyrenogerum Chod., var. *falciforme*
Kirchneriella lunata Schmidle
Actinastrum Hantzschi Lagerh.
Chlamydomonas sp.
Eudorina elegans Ehrb.
Pandorina morum Ehrb.

II. *Conjugatae*:

Closterium acerosum (Schrank.) Ehrb.
„ *moniliferum* Ehrb.
„ *Leibleini* Kütz.
Cosmarium margaritiferum Menegh.
„ *ornatum Ralfs*

III. *Bacillariales:*

Coscinodiscus rediatus Ehrb.
Melosira angulata Rab.
„ *moniliformis* (Müll.) Ag.
„ *varians* Ag.
Surirella biseriata Bréb.
„ *ovalis* Bréb.
„ *ovata* Kütz.
„ *splendida* (Ehrb.) Kütz.
Cymatopleura solea (Bréb.) Sm.
Himantidium faba Ehrb.
Cymbella gastroides Kütz.
Amphora ovalis Kütz.
Encyonema prostratum Ralfs
Cocconeis placentula Ehrb.
Fragilaria virescens Ralfs
„ *mutabilis* (Sm.) Grun.
Raphoneis rhombus Ehrb.
Synedra acus Kütz.
Synedra acus, var. *delicatissima* Sm.
„ *ulna* Ehrb.
Nitzschia sigmoidea (Nitzsch) Sm.
Navicula amphisbaena Bory
„ *gracilis* Ehrb.
Pinnularia viridis (Ehrb.) Ralfs
Pleurosigma attenuatum (Kütz.) Sm.
Stauroneis phönicenteron Ehrb.
Tabellaria fenestrata Kütz.

IV. *Schizophyceae:*

Coelosphaerium kützingianum Näg.
Microcystis protogenita Rab.
Microcystis marginata (Menegh.) Kirch.
Clathrocystis aeruginosa Henfrey
Merismopedia glauca Näg.

V. *Flagellatae*:

Euglena viridis Ehrb.
Phacus pleuronectes Nitzsch.
Dinobryon sertularia Ehrb.
Synura uvella Ehrb.

Diese Liste begleitet Dr. Fritsch mit erläuternden Bemerkungen, in denen er vor allem hervorhebt, dass die Diatomeen im allgemeinen die anderen Formen an Zahl übertreffen und dass

dieselben im Oberlaufe der Themse an Häufigkeit noch zunehmen. Für die Ursache des Seltenerwerdens der Kieselalgen im Unterlaufe des Stromes hält Fritsch die bedeutenden Schlammmengen, die sich dort aufstauen. Gewisse Arten von Diatomeen zeigen aber gerade im Oberlaufe ein spärlicheres Vorkommen, wie z. B. *Coscinodiscus radiatus*, *Melosira angulata*, *Synedra acus*, var. *delicatissima* und noch einige andere.

Pediastren waren sehr häufig überall zu finden. Ebenso *Closterium moniliferum*, *Cosmarium margaritiferum* und *Scenedesmus quadricauda*. Dagegen schien *Eudorina elegans* abzusterben, wenn das Wasser brackisch wurde. Dies steht eigentlich im Widerspruch mit einer Wahrnehmung von E. Lemmermann, der *Eudorina elegans* im Material vorfand, welches aus der Esbobucht bei Helsingfors stammte[1]). Desmidieen sind in der Themse überhaupt selten; vielleicht weil das Wasser derselben zu kalkhaltig ist. Die blaugrünen Algen waren in den unteren Partien des Stromes ziemlich gemein. Nicht selten kamen auch *Euglena* und *Phacus pleuronectes* vor. *Dinobryon* war stets selten; aber der Autor meint, dass diese und noch verschiedene andere Flagellaten wohl doch im zeitigen Frühjahr häufiger sein dürften. Peridineen wurden überhaupt nicht gesehen.

In den Buchten und Altwässern zeigte sich das Plankton stets reichlicher an Quantität als im Strom selbst. Auch war dort mehr tierisches Leben zu finden als im Hauptlaufe der Themse, wo es sogar spärlich genannt werden muss.

Im großen und ganzen fand Fritsch die von mir gemachte Wahrnehmung bestätigt, nämlich diese: dass das Potamoplankton in seiner Zusammensetzung dem Heleoplankton um so ähnlicher wird, je langsamer das Gefälle des Flusses wird, mit dem man den Vergleich anstellt. — Dr. Fritsch hat die Absicht, seine Untersuchungen über ein volles Jahr auszudehnen und dann eine größere Arbeit über das Themseplankton zu veröffentlichen.

Bei Gelegenheit seiner jetzigen kurzen Berichterstattung, die in den Annals of Botany (Vol. XVI, Nr. 63, 1902) erschienen ist, konstatiert Dr. Fritsch, dass man in England bisher lediglich nur dem Meeresplankton Beachtung geschenkt, dasjenige des Süßwassers aber so gut wie vollständig unbeachtet gelassen habe. Gleichzeitig hält er seinen Landsleuten vor, dass es in England zur Zeit auch noch an einer Gelegenheit fehle, die planktonischen Organismen mit Bequemlichkeit studieren zu können, wie dies in Deutschland schon lange der Fall sei. Er exemplifiziert dabei auf Plön und bekennt, dass er mit seiner Untersuchung die Aufmerksamkeit der Fachgenossen in England auf diese Art von Studien hinzulenken beabsichtige, weil sie gute Resultate zu versprechen scheinen. In dieser Agitation für die Inangriffnahme limnobiologischer Studien in britischen Binnengewässern hat Fritsch einen Verbün-

---

1) Vergl. E. Lemmermann: Das Phytoplankton des Meeres. Abh. des Naturw. Ver. zu Bremen. 17. Bd., 1902.

deten in dem trefflichen Mikroskopiker J. D. Scourfield, der schon seit Jahren für die Errichtung einer Süßwasserforschungsstation bei den Sümpfen im Westen von England plädiert, bisher aber noch ohne Erfolg. [81]

Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden.

Von Dr. H. von Buttel-Reepen (Berlin).

(Schluss.)

Interessant ist die Angabe Horne's, dass auch anscheinend eine Drohnenschlacht wie bei der *Mellifica* stattfindet. Besonders wertvoll aber wird sein Bericht über die *Florea* durch die Beigabe einiger lithographischer, teilweise kolorierter Abbildungen: eine Wabe an einem Zweige, Königin, Arbeiterin und Drohne darstellend. Auf der Wabe sehen wir nur Brut- und Honigzellen. Die Drohne erregt unser besonderes Interesse durch das seltsame Klammerorgan am Metatarsus zum Festhalten des Weibchens, dessen gleich noch Erwähnung geschieht. Im Text wird seiner seltsamerweise nicht gedacht, obgleich wir hier etwas vor uns haben, was uns bei der Gattung *Apis* nicht wieder begegnet.

Eine Beschreibung dieses Klammerorganes finde ich bei Drory[1]). In einem Garten auf Ceylon beobachtete dieser zuverlässige Forscher eine dicht belagerte freihängende Wabe der recht „stechlustigen“ *Apis florea*.

„Die Wabe war 18 cm breit, 16 cm lang und am oberen Teile, wo sie am Ast befestigt war, ebenso dick wie dieser, d. i. 37 mm. Also nicht um den Ast herum gebaut. Die kleinen Zellen waren bis zum äußersten unteren Rande der Wabe bestiftet. Ich schnitt die untere Kante derselben ab, ungefähr 25 mm breit, und noch heute sind die eingetrockneten Eier, die eine bräunliche Farbe angenommen haben, deutlich sichtbar. Es ist auffallend, dass die Königin mit ihrem dicken Leibe in die Zellen hinein kann, um Eier zu legen. Auf 39 mm gehen genau 13 Zellen, also hat jede Zelle einen Durchmesser von 3 mm (nach Friese's Messung an alter Wabe 2,7 mm). Der Hinterleib der Königin ist am oberen dicksten Teile $4^1/_4$ mm, in der Mitte $3^3/_4$ mm und an der Spitze, am oberen Rande des letzten Ringes $2^1/_2$ mm stark. Die Farbe dieser Königin ist wirklich prachtvoll.“ Drory giebt nun nähere Beschreibung und weist dann auf den erstaunlichen Größenunterschied zwischen Königin und Arbeiterin hin, wie er ja auch durchaus plausibel wird, wenn

---

1) Drory, E. Aus meinem Tagebuch. Apistische Notizen während einer Reise um die Erde. Bienenvater, Bd. 20, Wien 1888.

man die so stark differierenden Zellengrößen (s. Abbild. 19) betrachtet. „Die Länge des Hinterleibes beträgt $9^1/_2$ mm, die der ganzen Königin $14^1/_2$ mm, während die Arbeiterin im ganzen nur $9^1/_4$ mm lang ist, mithin ist der Weisel um $5^1/_4$ mm, das ist 56 % (!), länger." Drory macht dann auf einen seltsamen Farbenunterschied bei den Arbeiterinnen aufmerksam, der Specieswütige zur Vorsicht mahnt. „Die Arbeiterinnen sind merkwürdigerweise verschiedenartig gefärbt. Die gelben sind in der Majorität, die weniger gelben und fast schwarzen sind jedoch auch in großer Anzahl vorhanden." Auch hier folgt nähere Angabe.

„Eine noch merkwürdigere Eigenschaft besitzen die Drohnen und habe ich darüber nirgends noch gelesen. Vielleicht bringt der „Bienenvater" die erste Kunde davon. Die Drohnen aller Bienengattungen haben das erste Tarsenglied der Hinterbeine (dasselbe, welches bei den Arbeiterinnen die 9 bis 11 Reihen Borsten trägt) glatt und verhältnismäßig schmal. Dieses Glied der *Apis florea*-Drohne hat nun an der Innenseite noch einen Ansatz, eine Art Finger, so dass es durch die Lupe aussieht, wie ein schmaler Fausthandschuh mit einem langen Daumen. Dieses Tarsenglied ist 2 mm lang und ohne Finger, ca. $^3/_4$ mm dick. Der fingerartige Ansatz hat über die Hälfte der Länge des ganzen Gliedes und ist halb so dick."

„Die Drohne ist unverhältnismäßig groß im Vergleich zur Arbeitsbiene. Die Gesamtlänge beträgt $12^3/_4$ mm, um $3^1/_2$ mm, das ist um 37 % länger als die Arbeiterinnen."

Während die Königinnen goldgelb und stellenweise ins Bräunliche übergehend gefärbt sind, zeigen die Drohnen fast schwarze Farbe, keine einzige hat, nach Drory, auch nur einen Schein Gelbliches an sich, nur die großen Augen spielen etwas ins Rostbraune.

Ueber das Schwärmen der *Florea* wissen wir leider nichts. Castets (l. c.) sagt nur, dass die Bienen nach Jahresfrist „Ekel" (Abscheu) vor ihrer Wabe zu empfinden scheinen und sie dann verlassen. Dieselbe Ausführung der drei Zellenarten bei beiden Species giebt aber die größte Berechtigung, anzunehmen, dass das Schwärmen wie bei der Honigbiene vor sich gehen wird. Nachdem also die Arbeiterzellen (Fig. 19) zur Heranzucht einer relativ großen Menge von Arbeiterinnen gedient haben, wobei sicherlich — wie bei der *Apis mellifica* — jede Zelle mehrfach zur Eiablage und Aufzucht benutzt sein wird, regt sich der Schwärminstinkt und die Arbeiterinnen gehen an den Bau von Drohnenzellen. Wodurch der Schwärminstinkt angeregt wird, ist mit Sicherheit schwer zu sagen, aber es dürften wie bei der *Mellifica* Jahreszeit, Ernährungsverhältnisse, Raummangel etc. die treibende Ursache sein. Nach Fertigstellung der Drohnenzellen wird der Bau der Weisel-

wiegen vollzogen und mit der Bedeckelung der Königinnenzellen, d. h. also dann, wenn die Königinnenlarven sich zur Verpuppung anschicken (so ist es wenigstens bei der *Mellifica*), zieht ein Teil der Arbeiter mit der alten Königin als Schwarm ab.

Bei dieser Uebereinstimmung in der Zellendifferenzierung mit der *A. mellifica* haben wir hier auch wohl zweifellos die höhere Stufe des Staatenlebens erreicht, welche sich dadurch dokumentiert, dass die Königin während der normalen Verhältnisse auch die Erzeugung der Drohnen übernimmt. Wir haben gesehen, dass — soweit Sicheres darüber bekannt ist —, überall dort, wo gleichartige Zellen vorhanden sind (Hummeln, Wespen, Meliponen, *Apis dorsata*) die Hilfsweibchen, resp. die eigentlichen Arbeiterinnen in so hervorragendem Maße an der Erzeugung der Männchen beteiligt sind (bei den Meliponen und *A. dorsata* ist dieses bis jetzt hypothetisch), dass die Anteilnahme der Königinnen kaum noch in Betracht zu kommen scheint, während sich bei der *Apis indica* (die sich biologisch in nichts von der *Mellifica* unterscheidet), ferner bei der *Apis florea* und bei der *A. mellifica* mit den differenzierten Zellen auch die Königin wieder zur Herrschaft, zur Allesschafferin aufschwingt aber nur in der Eiablage. — Im weiteren gründet sich diese Annahme auf folgende Verhältnisse bei der *Apis mellifica*. Wir sehen hier die Königin, wie früher schon erwähnt, den eigentlichen Volksinstinkten völlig entrückt. Nicht die Königin ist es mehr, welche das, was dem Volke frommt, instinktmäßig vollführt, sondern die Volkswohlfahrt ruht in den Instinkten der Arbeiterinnen. Diese fangen zur rechten Zeit an z. B. Drohnenzellen zu bauen und hernach kommt erst die Mutterbiene und bestiftet diese. Jetzt wirkt der Reiz der anders geformten resp. größeren Drohnenzellen insofern auf die Königin ein, als sie in diese Zellen unbefruchtete Eier ablegt, während sie die kleineren Zellen nur mit befruchteten Eiern belegt. Da die Volkswohlfahrtsinstinkte bei der Königin nicht mehr rege sind, so muss es eben zweierlei Zellen geben, sonst würde die Königin nur befruchtete Eier ablegen und Männchen würden nicht erzeugt werden oder es würden die Männchen zu unrechter Zeit entstehen.

So ruhen auch die Schwärminstinkte, wie eben schon angedeutet, nicht mehr bei der Königin. Es sind nach meinen Beobachtungen, welche von den in der bienenwirtschaftlichen Litteratur niedergelegten Angaben bestätigt werden, die Arbeiterinnen, die den Schwarm resp. das Ausschwärmen organisieren, wenn ich mich so ausdrücken darf. So gehen ja auch die Spurbienen — ganz unabhängig von der Königin — auf Kundschaft aus, um eine gute Stelle für den Schwarm zu erspähen. Im Schwarm folgt die Königin gewöhnlich erst, wenn schon die Hälfte oder Dreiviertel der Bienen abgezogen sind und hin und wieder ereignet es sich, dass die

Königin überhaupt nicht vom Schwarmdusel erfasst wird; sie bleibt ruhig im Stocke, während die Arbeiterinnen draußen herumtollen.

Wir sehen also ein grundverschiedenes Verhalten mit dem der primitiven Staaten. Höchste Arbeitsteilung und andere Anordnung der Instinkte, die Königin zur Eierlegemaschine avanciert oder herabgesunken, wie man will, und nicht mehr das Wohl des Volkes wahrnehmend und die kompliziertesten — das Wesen des Volkes verkörpernden Instinkte — ausgeübt von sterilen Geschöpfen, die nicht mehr im stande sind, ihre wunderbaren Fähigkeiten zu vererben. Im ganzen aber eine Leistungsfähigkeit, die unter den sozialen Apiden sonst nirgends erreicht wird.

Während freibauende *Apinae* wie *Apis dorsata* und *Apis florea* nur eine Wabe bauen, sehen wir bei der kleinen *Apis indica* und bei *Apis mellifica* stets mehrere Waben neben einander. Diese Abänderung dürfte zweifellos nur dadurch erreicht worden sein, dass sich die Bienenarten, als deren Nachkommen wir die *Indica* und die *Mellifica* zu betrachten haben (und ich glaube, wir müssen beide Arten von freibauenden ableiten), angewöhnten nicht mehr frei und ungeschützt, sondern in Baumhöhlungen und Felsenklüften etc. zu leben. Da galt es, sich dem Raume anzupassen und die eine große Wabe zerfiel in mehrere kleinere. Lässt man jetzt *Apis mellifica* ganz frei bauen, wobei sie übrigens während des Sommers vortrefflich gedeiht, so bequemt sie sich nie dazu, nur eine Wabe zu errichten, es werden immer mehrere angelegt. Der alte Instinkt ist verloren gegangen[1]). — Phylogenetisch alte Instinkte haben wir nach meiner Ansicht — noch bei einer Varietät der *Apis mellifica*, bei der egyptischen Honigbiene, der *Apis fasciata*, wo neben der Königin im normalen Staat stets eierlegende Arbeiterinnen getroffen werden. Ob sich diese auch bei der *Apis indica* finden, ist noch nicht ermittelt, dürfte aber wahrscheinlich sein.

Ich möchte zum Schluss nochmals betonen, dass, wenn ich hier *Apis*-Arten in gewisse Beziehung zu den Meliponinen gebracht habe, dieses auf keine Verwandtschaft hindeuten soll. Die *Apis*-Arten sind phylogenetisch von den *Meliponinae* ebensoweit entfernt

---

1) Die bienenwirtschaftliche Litteratur bietet zahlreiche Fälle von Bienenvölkern, die zufällig oder mit Willen des Züchters freihängend bauten und in solchem Zustande hin und wieder sogar den Winter gut überstanden (Hewitt in British Bee Journal Nr. 1049, Vol. 30, 1902). Die Helligkeit, das von allen Seiten einfallende Licht, stört die Bienen nicht im allergeringsten, sie entwickeln sich oft sogar besser als die in geschlossenen Stöcken (s. Gühler in Bienenzeitung Nr. 23, 1874). Bethe behauptet freilich, dass auch der „Dunkelreiz notwendig sei, dass die Biene ihre Tracht ablädt." Einen schlagenden Beweis gegen diese Ansicht bietet auch die Thatsache, dass die Bienen bei sehr reicher Tracht, wenn im Korbe kein Platz mehr ist, einfach die Waben ganz im Freien zwischen den Körben oder unter den Standbrettern aufbauen und füllen (s. a. G. Lehzen, Hauptstücke aus der Betriebsweise der Lüneburger Bienenzucht, 2. Aufl., Hannover 1899).

wie diese von den *Bombinae*; es sind ganz differente Zweige am Stammbaum. Die direkten Vorfahren der *Apis*-Arten fehlen uns bis hinab zu den solitären bis jetzt vollständig. Es galt mir nur, an den vorhandenen Staatenausgestaltungen zu zeigen, dass noch Stufen vorhanden sind, über die auch die ausgestorbenen Zwischenformen geschritten sein mögen. Was hier möglich war und ist, kann auch dort möglich gewesen sein. Es ist eben der einzig gangbare Weg uns den komplizierten Staatenbau der höchst stehenden *Apidae* mit einiger Sicherheit näher zu bringen. Möglicherweise führte einst von tiefstehenden solitären Formen, die ähnlich wie *Halictus quadricinctus* kleine vertikale Waben mit fast horizontal angeordneten Zellen besaßen, ein direkter Weg hinauf zu Kolonien mit ebenfalls vertikalen Wachswaben und gleichfalls horizontal angeordneten Zellen, also zur *Apis*-Wabe. Wir wissen es nicht und werden es wohl nie erfahren, wenngleich namentlich aus tropischen Gegenden noch manche Aufschlüsse zu erwarten sind.

Um den Umfang dieser Arbeit zu beschränken, da ein bruchstückweises Erscheinen immer etwas Missliches ist, habe ich einzelne, nicht ganz unwesentliche Ausführungen zurückbehalten; sie werden der alsbald erscheinenden Buchhandelausgabe angefügt.

Litteraturverzeichnis.

1 Alix, E., Le prétendu sens de direction chez les animaux. Rev. Scientif. 48, Nr. 17, v. 24. Oktober 1891.

2 Ashmead, W. H., The habits of the aculeate *Hymenoptera*. Psyche, vol. 7, Nr. 216, 1894.

3 Aurivillius, Chr., Ueber Zwischenformen zwischen sozialen und solitären Bienen. Zoologiska Studier, Festskrift til Lilljeborg, Upsala 1896.

3a Bachmetjew, P., Ueber die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Z. wiss. Zool., Bd. 66, p. 521—604, 1899.

4 Bartram, J., Observations made at Pensilvania on the Yellowish Wasp of that Country. Philosoph. Transactions, vol. 52, p. 37, 38. 1763.

5 Beekeeping in India, A Collection of Papers on —; Published under the Orders of the Government of India, in the Revenue and Agricultural Department, Calcutta 1883.

5a Bessels, Emil, Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. Z. wiss. Zool., Bd. 18, p. 124—141, 1868.

6 Bethe, Albrecht, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. ges. Physiol., Bd. 70; auch im Buchhandel, Strauß, Bonn 1898.

7 — Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen. Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und von Forel. Biol. Centralbl. Bd. 22, Nr. 7 u. 8, 1902.

8 Bingham, C. T., Fauna of British India. Vol. I, *Hymenoptera*. London 1897.

9 Bouvier, E. L., Les Habitudes des *Bembex* (Monographie biologique). Paris 1901. Extrait de l'Année Psychol. 1900.

10 Boveri, Th., Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. Phys. Med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. 35, 1902.

11 Bregenzer, Tierisches Sittlichkeits- und Rechtsgefühl. Leipzig 1901.
12 Breitenbach, W., Ueber *Halictus 4-cinctus* F. und *Sphecodes gibbus* L., Stett. entom. Zeitschr. 1878, p. 241—243.
13 Brieftauben, Die Geschwindigkeit der; Ref. in Revue Scientifique. Tome 45, Nr. 16 v. 19 avril. Paris 1890.
14 — Wie orientieren sich die, Illustr. Ztg., Nr. 3090 v. 18. Septbr. 1902.
15 Bütschli, O., Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901.
16 Buttel-Reepen, v., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Centralbl., 20. Bd., Nr. 4—9, 1900; auch im Buchhandel, Georg Thieme, Leipzig 1900.
17 — Die Parthenogenesis bei der Honigbiene, Natur und Schule, 1. Bd., 4. Heft, 1902.
18 Buysson, Robert du, Sur deux Mélipones du Mexique. Ann. d. l. Soc. Entom. de France. Vol. 70. Paris 1901. 2 Taf.
19 Castets, J., Revue des quest. scientifiques, Oktober, Brüssel 1893.
20 Cowan, Thos. Wm., Die Honigbiene, ihre Naturg., Anat. und Physiol. Deutsch von Gravenhorst. Braunschweig 1891.
21 Darwin, Charles, Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei den Menschen und den Tieren. 4. Aufl. 1899.
22 — Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 5. Aufl. 1899.
23 — Ueber die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1876.
24 Dathe, Rud., Meine Reise nach Indien, zwecks Einführung der *Apis dorsata* in Deutschland. Anhang zur 5. Aufl. d. Lehrb. d. Bienenz. Bensheim 1892.
25 Drory, E., Einige Beob. an *Melipona scutellaris*. Bienenztg., Nr. 13—18, 1872.
26 — Nouvelles Observations sur les Mélipones, in Le Rucher du Sud-Ouest, Journal choisi par la société d'apiculture de la Gironde etc. 1. Jahrg., Nr. 5—6, Bordeaux 1873, p. 59—61.
27 — Ueber Meliponen, Brief an Prof. Dr. C. v. Siebold, in Bienenzeitung, p. 172—176, 1873.
28 — Note sur quelques espèces de Mélipones de l'Amérique du Sud. Compt. Rend. des Séances d. l. Soc. Linn. de Bordeaux. T. 29, p. 31, 1873.
29 — De la manière dont les Mélipones secrètent la cire, ebenda, p. 62.
30 — Quelques Observations sur la Mélipone Scutellaire (*Melipona Scutellaris* Latr.). Bordeaux 1872.
31 — Welchen wissenschaftlichen und praktischen Wert haben die Meliponen in Europa? Bienenztg., 30. Jahrg., Nr. 23, Eichstädt 1874.
32 — Aus meinem Tagebuche, Apistische Notizen während einer Reise um die Erde. Bienenvater, Bd. 20, Wien 1888.
33 Ducke, Adolf, Die Bienengattung *Osmia*, Monographie. Innsbruck 1900.
34 Dugès, Ant., Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux; I. Bd., p. 322, Montpellier et Paris, 1838.
35 Edinger, L., Hirnanatomie und Psychologie. Berl. klinische Wochenschr. Berlin 1900.
36 Emery, C., Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Centralbl. Nr. 1, 14. Bd., 1894, p. 53—59.
37 — Neuere Untersuchungen über das Leben der Wespen. Referat in Biol. Centralb., 17. Bd., 1897, p. 267—273.
38 Espinas, Alfred, Die tierischen Gesellschaften. Eine vergleichend-psychologische Untersuchung. Deutsch von W. Schloesser. Braunschw. 1879.
39 Eversmann, E., Die Brutzellen der *Hylaeus quadricinctus* Fabr., Bullet. der Naturf.-Ges. in Moskau, Bd. 19, 1846.
40 Exner, Sig., Die Frage von der Funktionsweise der Facettenaugen. Biol. Centralbl., I. Bd., 1881, p. 272—281.

41 Fabre, J. H., Notes sur quelques points de l'histoire des *Cerceris*, des *Bembex* etc. Ann. des Sc. nat., zool., 4e série, T. 6, p. 183—189, 1856.

42 — Étude sur les moeurs et la parthénogenèse des *Halictes*. Ann. des sc. nat. 6. Série, T. 9, 1879—80, Art. Nr. 4, p. 1—27. Extr. in: Compt. Rend., T. 89, 1879, p. 1079—1081.

43 Ferton, Ch., L'évolution de l'instinct chez les hyménoptères. Revue scientifique. Tome 45, Nr. 16, Paris 1890.

44 — Recherches sur les moeurs de quelques Expèces algériennes d'hyménoptères du genre *Osmia*. Act. d. l. Soc. Linn. d. Bordeaux. T. 44, Bordeaux 1891.

45 — Sur les moeurs de quelques Hyménoptères de la Provence du genre *Osmia*-Panzer. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux. Tome 45, Bordeaux 1893.

46 — Sur les moeurs des *Sphecodes* Latr. et des *Halictus* Latr. Bull. de la Société entomologique de France, Nr. 4, Paris 1898.

47 — Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. Ann. d. l. Soc. Entom. d. France, Vol. 70, 1901.

48 — Description de *l'Osmia corsica* n. sp. et observations sur la faune corse (Hymén.). Bull. d. l. Soc. Entom. d. France, Nr. 4, 1901.

48a Fielde, Adele, A Study of an Ant. Proc. Acad. Natur. Sciences of Philadelphia, Vol. 53, 1901, p. 425 ff.

48b — Further study of an ant. Ebenda, Vol. 53, 1901, p. 521 ff.

48c — Notes on an ant. Ebenda, Septbr. 1902, p. 599 ff.

49 Forel, Aug. Fourmis de la Suisse. Nouv. mémoires de l. Soc. Helvétique, Zürich 1874.

49a — Die Ameise, Die Zukunft, p. 10—26. 6. Jahrg., Nr. 27 v. 2. April 1898.

50 — Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. I.—V. Teil, Rivista di Scienze Biologiche, Como 1900—1901. Auch im Buchhandel bei Reinhardt, München.

51 — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten; mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei jenen Tieren. München 1901. Vorträge gehalten auf dem 5. internationalen Kongress zu Berlin, 1901.

52 — desgleichen (Auszug mit verschiedenen Abänderungen) in der Umschau Nr. 34 u. 35, 1901.

52a — Ueber die Zurechnungsfähigkeit des normalen Menschen. Ein Vortrag. 3. Aufl. München 1901.

53 — Die Berechtigung der vergleichenden Psychologie und ihre Objekte. Journ. f. Psychol. u. Neurol., I. Bd., 1902.

54 — Beispiele phylogenetischer Wirkungen und Rückwirkungen bei den Instinkten und dem Körperbau der Ameisen als Belege für die Evolutionslehre und die psychophysische Identitätslehre. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. 1, p. 99—110, 1902.

55 — Nochmals Herr Dr. Bethe und die Insekten-Psychologie. Biol. Centralbl., Nr. 1, 1903.

56 Forel, A. u. H. Dufour, Ueber die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgen'sche Strahlen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., 17. Bd., 2. Heft, 1902.

57 Friese, H., Beitrag zur Biologie der *Andrena pratensis* (= *ovina*), Entom, Nachr., 8. Jahrg., Berlin 1882.

58 — Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb. f. Syst., 3. Bd. 1889, p. 847—870.

59 — Osmien-Studien. Berl. Entom. Nachr., 17. Jahrg., Nr. 17, 1891.

60 Friese, H., Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (*Apidae*) Zool. Jahrb. Abtl. f. Syst., V. Bd., 1891.
61 — Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn. Berlin 1893.
62 — Der Nestbau von *Osmia bicolor* Schrk. Entom. Nachr., Berlin 1897, p. 113
63 — Ueber Osmien-Nester. Illustr. Zeitschr. f. Entom., Bd. 3, 1898.
64 — Monographie der Bienengattungen *Megacilissa*, *Caupolicana*, *Diphaglossa* und *Oxaea*. Annal. d. k. k. Naturh. Hofmuseums, Bd. 13, Heft 1, Wien 1898 und Bd. 14, Heft 3, Wien 1899, p. 59—86 und p. 239—246.
65 — Monographie der Bienengattungen *Exomalopsis*, *Ptilothrix*, *Melitoma* und *Tetrapedia*. Ebenda. Bd. 14, Heft 3—4, Wien 1899, p. 247—304.
66 — Monographie der Bienengattung *Euglossa* Latr. Természetraizi Füzetek, Bd. 22, 1899.
67 — Neue Arten der Bienengattungen *Melipona* Ill. und *Trigona* Jur. Termeszetraizi Füzetek, 23, 1900.
68 — Monographie der Bienengattung *Centris* (s. lat.). Ebenda Bd. 15, Heft 3—4, Wien 1900, p. 237—350.
69 — *Hymenoptera* von Madagaskar. *Apidae*, *Fossores* und *Chrysididae*. Abhdl. d. Senkenb. naturf. Ges., 2. Heft, 26. Bd., 1900.
70 — Die Bienen Europas (*Apidae europaeae*) nach ihren Gattungen, Arten und Varietäten auf vergleichend morphologisch-biologischer Grundlage. Teil 1—6, 1895—1901. Innsbruck u. Berlin.
71 — Die arktischen Hymenopteren mit Anschluss der Tenthrediniden. Fauna arctica, Bd. 2, Jena 1902. Mit farb. Tafel.
72 — Ueber den Wabenbau der indischen *Apis*-Arten. Allg. Zeitschr. f. Entom., Nr. 10/11, Bd. 7, 1902.
73 Giraud, Mémoires sur les Insectes qui habitent les tiges sèches de la Ronce, Paris 1866.
74 Girod-Marshall, Tierstaaten und Tiergesellschaften (Les sociétés chez les animaux). Leipzig 1901.
75 Graber, Vitus, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitz.-Ber. d. math. naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, 5. April 1883.
75a Grassi u. Sandias, The Constitution and Development of the Society of Termites: Observations on their Habits etc. Quart. Journ. of Microscop. Science, Vol. 39 u. 40. London.
76 Gronen, Damien, *Trigona fulviventris*. Stettin. entom. Zeitg., 43. Bd., p. 110—113.
77 — Zur Naturg. d. Meliponiden. Zool. Garten, 22. Bd., 1881, p. 330—333.
78 Gühler, Welche Beobachtungen sind in Deutschland oder in Ländern desselben Klimas gemacht mit gänzlich oder teilweise freihängenden Völkern. Bienenztg. Nr. 23, 30. Jahrg., Eichstädt 1874.
79 Haeckel, Ernst, Natürliche Schöpfungsgeschichte. 10. Aufl., Berlin 1902.
80 — Die Welträtsel. Bonn 1899.
81 Hamlyn-Harris, *Apis dorsata* Fabr., considered in the light of Domestication. Entomologist's Record, Vol. 14, Nr. 1, 1902, p. 1—2.
82 Hertwig, Oskar, Die Entwickelung der Biologie im 19. Jahrhundert. Jena 1900.
83 Hesse, Rich., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, Heft 3, 1901. Mit 6 Tafeln.
84 Hewitt, J. B., Bees building in the open. British Bee-Journal, Nr. 1049, Vol. 30, 1902.
85 Höppner, Hans, Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. Allg. Zeitschr. f. Entom., Nr. 16, Bd. 7, Neudamm 1902.

86 Hoffer, Ed., Die Hummeln Steiermarks, 32. Jahresber. d. steierm. Landes-Oberrealschule in Graz, 1882.
87 — Beiträge z. Hymenopt. Steiermarks. Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark, Graz 1887.
88 — Die Schmarotzerhummeln Steiermarks, Graz 1889. Auch in Mitt. des naturw. Ver. f. Steiermark, Jahrg. 1888.
89 Horne und Smith, Notes on the Habits of some Hymenopterous Insects from the North-west Provinces of India. Trans. Zool. Soc., Vol. 7, Part 3, p. 161—196, 3 kol. Taf., 1870.
90 Huber, François, Nouvelles observations sur les abeilles, 2e édit. 1814. Deutsch von G. Kleine, Einbeck 1856.
91 Huber, P., Observations sur plusieurs genres de Bourdons (Bombinatrices de Linné); Transact. of the Linnean Soc., 6. Vol., p. 214—298, London 1801.
92 Ihering, H. v., Der Stachel der Meliponen. Entom. Nachr., 12. Jahrg., Juni, 1886.
93 — Zur Biologie der sozialen Wespen Brasiliens. Zool. Anz., 19. Bd., Nr. 516, 1896.
94 Karsch, F., Beschreibung der *Apis dorsata* Drohne in: Sitz.-Ber. d. Berl. entom. Ver., 1886, p. XXVIII.
95 — Mitt. über *Apis dorsata* nach Schwaner's Werk. Amsterdam 1853, p. 86—90 u. 170; in Sitz.-Ber. d. Berl. Entom. Ver. f. 1887, p. XXIII.
96 — Päderastie und Tribadie bei den Tieren. Auf Grund der Litteratur zusammengestellt. Leipzig 1900.
96a Koken, Ernst, Palaeontologie und Descendenzlehre, Jena 1902.
97 Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
98 Kobelt, Studien zur Zoogeographie, 2. Bd. Die Fauna der meridionalen Subregion, p. 253. Wiesbaden 1898.
98a Korschelt, E., Ueber Bau und Entwickelung d. *Dinophilus apatris*. Z. wiss. Zool. Bd. 37, 1882.
99 Kristof, Lorenz, J., Ueber einheimische, gesellig lebende Wespen und ihren Nestbau. Mitteil. d. naturw. Ver. f. Steiermark, Jahrg. 1878, Graz 1879.
99a Landois, H., Ueber das Gesetz der Entwickelung des Geschlechtes bei den Insekten. Vorl. Mitt. Z. wiss. Zool., Bd. 17, p. 375—379, 1867.
100 Langhoffer, Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren. I. *Apidae*; Biol. Centralbl., Bd. 18, Nr. 16, 1898. Autoreferat.
101 Latreille, P. A., Mémoire sur les Abeilles. Recueil d'observations de Zoologie et d'Anatomie comparée par Al. de Humboldt et A. Bonpland. Premier Volume. Paris 1811.
102 Lehzen, G., Hauptstücke aus der Betriebsweise der Lüneburger Bienenzucht. Hannover, 2. Aufl., 1899.
103 Lenhossék, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
104 Lepeletier de Saint-Fargeau, Amedée, Histoire Naturelle des Insectes. Hyménoptères. Tome 2, Paris 1841.
105 Leuckart, R., Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt 1858.
106 Lotter, J. M., Katechismus der Bienenzucht. 6. Aufl., Nürnberg 1903.
107 Lubbock, John, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, Leipzig, Intern. Wissensch. Bibliothek, 67. Bd., 1889.
108 — On the Senses, Instincts, and Intelligence of Animals with special Reference to insects; third edition, London 1891.
109 Maeterlinck, Maurice, Das Leben der Bienen. Leipzig 1901.

110 Marchal, Paul, Formation d'une espèce par le parasitisme. Étude sur le „*Sphecodes gibbus*". Revue scientifique, Tome 45, Paris 1890, p. 199—204.
111 — La vie des Guêpes. Rev. scientif. (Rev. Rose), Bd. 1, Nr. 8, 1894.
112 — Observations biologiques sur les Crabronides Ann. de la Soc. entom. de France, vol. 62, p. 331—338, 1891.
113 — Le parasitisme des *Sphécodes*. Bulletin de la Soc. entom. de France, T. 63, Paris 1894.
114 — La reproduction et l'évolution des Guèpes sociales. Arch. Zool. expér. (3), Tom. 4, Paris 1896, p. 1—100.
115 — Observations sur les Polistes. Cellule primitive et première cellule du nid. Provision de miel. Associations de reines fondatrices. Bull. Soc. zool. France, 21. Bd., p. 15, 1896.
116 Marshall, William, Die stachellosen Bienen Südamerikas. Leipz. Bienen-Ztg., Heft 9, 1898.
117 Möbius, K., Die Nester der geselligen Wespen. Abhdl. aus dem Geb. d. Naturw. herausg. v. d. naturw. Ver. in Hamburg, 3. Bd., Hamburg 1856, p. 117—171. Mit 19 kol. Kupfertafeln.
118 Morawitz, F., Beiträge zur Bienenfauna Deutschlands. Wien 1872.
119 Morice, F. D., Observations on *Sphecodes*. Entom. Monthly Magazine, Vol. 12, London 1901, p. 53—58.
120 Müller, Fritz, The Habits of various Insects. Brief an Darwin über Trigonen etc. in: Nature, June 11, Bd. 10, 1874, p. 102—103.
121 — Recent Researches on Termites and Honey-Bees. Brief an Darwin. Nature, Febr. 19, Bd. 9, 1874.
122 — Die Königinnen der Meliponen. Kosmos, Zeitschr. f. einheitl. Weltansch., 3. Jahrg., 1879, p. 228.
123 Müller, Herm., Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen. Verhdl. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl., 29. Jahrg., 9. Bd., Bonn 1872.
124 — Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873, p. 41—56.
125 — Ein Beitrag zur Lebensgeschichte der *Dasypoda hirtipes* (= *plumipes* Pz.). Verh. d. nat. Ver. preuß. Rheinl., 41. Jahrg., 5. Folge, I. Bd., 1884.
126 Müller, Joh., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes der Menschen und der Tiere. Leipzig 1826.
127 Müller, W. H., Proterandrie der Bienen. Dissertation der Univ. Jena. Liegnitz 1882.
128 Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.
129 Nielsen, J. C., Biologiske Studier over danske enlige Bier og deres Snyltere. Vidensk. Medd. fra d. naturh. Foren i. Kbhvn. Kopenhagen 1902. Mit engl. Résumé. p. 75—106.
130 Nussbaum, M., Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw., 53. Bd., 1898.
131 Paulcke, Wilhelm, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. Anat. Anz., 16. Bd., 1899.
132 Peckham, George W. and Elizabeth G. Peckham, Some Observations on the special Senses of Wasps, Proceed. of the Nat. Hist. Soc. of Wisc. 1887.
133 — On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps; Wiscons. Geolog. and Nat. Hist. Survey, Bulletin Nr. 2, Scientific Series 1, Madison, Wis. 1898.
134 Pérez, J., Contribution à la faune des Apiaires de France, Actes de la Société linnéenne de Bordeaux. 1879, 1883.
135 — Les Abeilles. Paris 1889.
136 — Catalogue des Mellifères du Sud-Ouest. Act. d. l. Soc. linn. de Bordeaux, T. 44, 1890.

137 Pérez, J., Sur la prétendue Parthénogenèse des *Halictes*; Bordeaux 1895. Extr. de Act. d. l. Soc. Linnéenne de Bordeaux, T. 48.

138 Perkins, R. C. L. Notes on some Habits of *Sphecodes* Latr. and *Nomada* Fabr. Entom. Monthly Magaz., Vol. 23, May 1887, p. 271—274.

139 — Is *Sphecodes* Parasitic? Entom. Monthly Magaz., Vol. 25, Febr. 1889, p. 206—208.

140 Petrunkewitsch, Al., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., 14. Bd., 4. Heft, 1901.

141 Plateau, J., Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes. Bullet. de l'Acad. de Belgique, 14, 15 u. 16, 1888.

142 Plate, L., Ueber Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selektionsprinzips. Leipzig 1900.

142a — Ein moderner Gegner der Descendenzlehre. Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901.

143 Poey, Felipe. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, I. Habana 1851. Im Auszug und mit Anmerkungen von Fritz Müller im Zoolog. Garten, XVI, 1875, p. 291—297.

144 Rádl, Em., Untersuchungen über die Lichtreaktionen bei den Arthropoden. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 87, Bonn 1901.

145 Redikorzew, Wladimir, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten (Dissert.). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 68, Heft 4, 1900. Mit 2 Tafeln.

146 Reichenbach, H., Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Centralbl., Bd. 22, Nr. 14 u. 15, 1902.

147 Romanes, G. John, Animal Intelligence. International Scientific Ser. London 1882.

148 — Mental evolution in animals. With a posthumous essay on instinct by Ch. Darwin, London 1884. Deutsch: Die geistige Entwickelung im Tierreich etc. Leipzig 1885.

149 Rouget, Aug., Coléoptères parasites des Vespides. Mémoires de l'Acad. de Dijon, 1872 –73.

150 Schenk, A., Die nassauischen Bienen. Jahrb. d. Ver. f. Naturk. im Herz. Nassau, 14. Heft, Wiesbaden 1859, mit Nachträgen — 1868.

151 Schiemenz, Paul, Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, Zeitschr. f. wiss. Zool., 38. Bd., 1883.

152 Schmiedeknecht, Otto, Monographie der in Thüringen vorkommenden Arten der Hymenopterengattung *Bombus*. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 12, Neue Folge, 5. Bd., 3. Heft, 1878.

153 — *Apidae Europaeae* (Die Bienen Europas), Bd. 1 u. 2, Gumperda, Berlin 1882—86.

154 Schneider, Georg, Heinr., Der tierische Wille, Leipzig 1880.

155 Schönfeld, Paul, Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg i. B. 1897.

156 Schoenichen, Walther, Ueber Tier- und Menschenseele. Stuttgart 1900; auch Zeitschr. f. Naturw., Bd. 73.

157 Serres, Marcel de, Mémoire sur les yeux composés et les yeux lisses des insectes; Montpellier 1813; übersetzt von Dr. J. F. Dieffenbach,

158 Shuckard, W. E., British Bees: an Introduction to the study of the natural history and economy of the bees indigenous to the British isles. Mit 16 kol. Tafeln. London 1866.
Berlin 1826.

159 Sickmann, F., Raubwespen von Wellingbolthausen. S. 78. Osnabrück 1883.

160 Siebold, v., Ueber die Parthenogenesis von *Polistes gallica*. Z. wiss. Zool., Bd. 20, 1869.

161 Siebold, v., Ueber Parthenogenesis bei *Polistes*. Tagebl. d. 42. Vers. deutsch. Naturf., p. 71—72, 1869.

162 — Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

163 Silvestri, Filippo, Contribuzione alla Conoscenza dei Meliponidi del Bacino del Rio de la Plata. Riv. Patol. Veget. Anno X. Portici 1902, mit 3 Tafeln.

164 — Note preliminari sui Termitidi e Termitofili sud-americani. Bolletino d. Mus. d. Zool. ed Anat. comp., Nr. 419, Vol. 17, 1902.

165 — Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Uebersetzt und veröffentlicht von P. Speiser in Allg. Zeitschr. f. Entomol., Nr. 9, Bd. 7ff., Neudamm 1902.

166 Sladen, F. W. L., Observations on *Sphecodes rubicundus* v. Hag. Entom. monthly Magazine, p. 256, Vol. 31, London 1895.

167 Smalian, C., Altes und Neues aus dem Leben der Ameisen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 67, 1894.

168 Smith, Frederik, Catalogue of British *Hymenoptera* in the collection of the British Museum, Part I, *Apidae*, London 1855.

169 — Observ. on the economy of Brasilian-Insects-from the Notes of Mr. Peckolt. Transact. entom. soc. London, 1868, p. 133—135.

169a Spencer, Herbert, Die Unzulänglichkeit der „natürl. Zuchtwahl". Biol. Centralbl. Bd. 13 u. 14, 1893/94.

170 Spengel, J. W., Was uns die Bienen über Vererbung lehren. „Deutsche Revue", März 1902.

171 Spinola, Maximilien, Observations sur les *Apiaires Méliponides*. Extr. des Ann. d. Sciences Naturelles, Février et Mars 1840.

171a Steinmann, G., Paläontologie und Abstammungslehre am Ende des Jahrhunderts. Prorektoratsrede. Freiburg i. Br. 1899.

172 Taschenberg, E. L., Die Hymenopteren Deutschlands nach ihren Gattungen und teilweise nach ihren Arten. Bremen 1866.

173 — Die Insekten, Tausendfüßer und Spinnen. 9. Bd. von Brehm's Tierleben. 3. Aufl., Leipzig 1892.

174 Taschenberg, O., Histor. Entwickelung der Lehre von d. Parthenogenesis. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, 17. Bd., 1892.

175 Tomaschek, Ein Schwarm der amerikanischen Bienenart *Trigona lineata* (?) lebend in Europa. Zool. Anz. II, 1879, p. 582—587; u. III, 1880, p. 60—65.

176 Verhoeff, C., Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren. Verh. d. nat. Ver. d. preuß. Rheinl., Jahrg. 48, Bd. 8, Bonn 1891.

177 — Beiträge zur Biologie der *Hymenoptera*. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., 6. Bd., 1892.

178 — Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus*, insbesondere einer Uebergangsform zu sozialen Bienen. Zool. Anz., Nr. 542, 1897.

179 Wasmann, E., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 26, Herausg. v Chun 1899.

180 — Instinkt und Intelligenz im Tierreich. 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1899.

181 — Vergl. Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. 2. Aufl., Freiburg i. Br. 1900.

182 — Nervenphysiologie und Tierpsychologie. Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901.

183 — Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie. Biol. Centralbl., Nr. 18, 22. Bd., 1902.

184 Walckenaer, C. A., Mémoires pour servir a l'histoire naturelle des abeilles solitaires qui composent le genre Halicte. Paris 1817.

185 Weismann, Aug., Ueber die Vererbung. Jena 1883, p. 37.

186 — Ueber den Rückschritt in der Natur. Freiburg i. Br. 1886.

187 Weismann. Aug., Die Allmacht der Naturzüchtung. Jena 1893.
188 — Das Keimplasma. Jena 1892, p. 495.
189 — Aeußere Einflüsse als Entwickelungsreize. Jena 1894.
190 — Ueber Germinalselektion. Jena 1896.
191 — Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.
192 — Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz., 18. Bd., 1900; ebenda 19. Bd., 1901.
193 Wesenberg-Lund, C., Traek of Linnés Vaegge-Bi's (*Anthophora parietina* Fabr.) Biologi og Anatomi. Entom. Medd., 2. Bd., 3. H., 1889.
194 — Danmarks Insektverden, p. 573—752 aus „Danmarks Natur", Kopenhagen 1899.
195 Wundt, Wilhelm, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele. Leipzig 1863 (2. völlig veränderte Aufl. 1892).
196 Ziegler, H. E., Ueber den Begriff des Instinkts. Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellsch., 1892.
197 — Die Naturwissenschaft und die sozialdemokratische Theorie, ihr Verhältnis dargelegt auf Grund der Werke von Darwin und Bebel. Stuttgart 1894.
198 — Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie. Jena 1902.
199 — Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. Biol. Centralbl., Bd. 20, Nr. 1, 1900.

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Fortsetzung.)

III. Spezieller Teil.

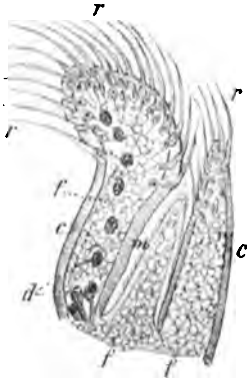
1. *Lomechusa strumosa* F., Imago (Fig. 1 u. 2).

Sehr mächtige Entwickelung des Fettgewebes im ganzen Hinterleibe, in der dorsalen, ventralen und apikalen Region desselben, besonders an den Hinterleibsseiten unterhalb der gelben Haarbüschel (vgl. auch Fig. 3 bei *Atemeles emarginatus*). Mächtige Fettschicht unter den Flügeldecken, auf dem Rücken und an den Seiten des Meso- und Metanotums, sowie auf dem Rücken und an den Seiten des Prothorax. Selbst innerhalb des aufgebogenen (konkaven), dick chitinösen Seitenrandes des Prothorax zieht sich ein breites Band von Fettzellen hinein. Auch auf der Dorsalseite des Kopfes liegen große Gruppen von Fettzellen, ja sogar in den mit gelben Haarbüscheln ausgestatteten Hüften der Beine.

In Verbindung mit dem Fettgewebe und vielfach in dasselbe gleichsam übergehend, finden sich ferner stellenweise Zonen von feinkörnigem Blutgewebe. Aber gerade dort, wo das Fettgewebe (z. B. im Hinterleibe) am mächtigsten entwickelt ist, treten die feinkörnigen Blutmassen am meisten zurück, sodass beide Gewebsarten sich gegenseitig zu vertreten scheinen. Besonders auffallend

ist dies in den Schenkeln, die auf ihrer ganzen Unterseite mit goldgelbem Haartoment dicht besetzt sind. Hier ist nämlich kein eigentliches Fettgewebe mehr zu sehen, sondern statt dessen das Blutgewebe. Kleine, dunkelblauschwarz sich färbende, bläschenförmige Zellen mit einem zur Kutikula gehenden schwanzartigen Ausläufer, die ich für einzellige Hautdrüsen halte, finden sich allerdings auch in den Schenkeln vor, aber in sehr geringer Zahl im

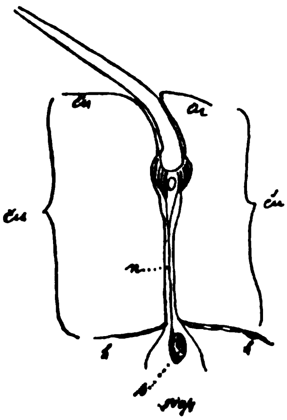
Fig. 1.



Schema der gelben Haarbüschel von *Lomechusa* u. *Atemeles* (nach den Querschnitten der basalen Hinterleibsregion von *Lomechusa strumosa* u. *Atemeles emarginatus*. (Die gelben Borsten sind nur teilweise eingezeichnet, um den Zwischenzipfel nicht zu verdecken.)

c, c_1 = Chitinöse, borstentragende Segmentzipfel.
m = Membranöser Zwischenzipfel, den Ausfuhrgang des Exsudates bildend.
r = Reizborsten, mit Sinneszellen an der Basis.
d = Drüsenzellen (dunkle, kugelförmige Zellen mit Bläschen).
f = Fettgewebe, apikalwärts Fetttröpfchen im Zwischenzipfel (*m*).

Fig. 2.



Borste der gelben Haarbüschel von *Lomechusa*.
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compoc. 4.)

cu = Kutikula.
h = Hypodermis (matrix cuticulae).
n = Nerv im Lumen des Porenkanals.
s = Sinneszelle.
(Die obere Hälfte der Borste ist fortgelassen.)

Verhältnis zur Menge der Exsudattrichome und der Ausdehnung der Blutmassen. Ich neige daher zur Ansicht, dass ein Element der Blutflüssigkeit hier direkt durch die zwischen den Trichomen mündenden Porenkanäle ausgeschieden wird. Aber das eigentliche Blutgewebe spielt bei *Lomechusa* jedenfalls nur eine ganz sekundäre Rolle im Vergleich zum hauptsächlichen Exsudatgewebe, dem Fettgewebe im engeren Sinne.

Das Fettgewebe von *Lomechusa* (und *Atemeles*) bildet nament-

lich bei den jungen (im Herbst gefangenen) Imagines riesige waben- oder schwammförmige Syncytien mit zahlreichen kleinen Vakuolen und sehr kleinen dunkelblauschwarz sich färbenden Zellkernen (vgl. Fig. 3 u. 4). In den Vakuolen finden sich, besonders in der Region der Exsudatorgane, häufig kleinere oder größere Fetttröpfchen. Eingestreute polygonale oder sternförmige Oenocyten (vgl. Fig. 3 u. 4), mit größerem Zellkern versehen, sind nur spärlich vorhanden. Bei den auf der Höhe der Fortpflanzungszeit (Juni) gefangenen Exemplaren ist das Fettgewebe reduziert, die Syncytien weniger umfangreich und häufig unterbrochen, die eingestreuten Oenocyten dagegen zahlreicher, manchmal zu Gruppen oder Bändern vereinigt, mit Resten von Fettzellen dazwischen. Hiermit stimmt auch die von mir oft beobachtete Thatsache überein, dass die Beleckung von *Lomechusa* durch die Ameisen im Herbst, im Winter und im Frühling viel häufiger und anhaltender, aber andererseits auch viel sanfter erfolgt als im Sommer. Zu letzterer Zeit werden die Käfer bei der Beleckung oft mit großer Heftigkeit an den gelben Haarbüscheln gezerrt, um die Absonderung des Exsudates zu befördern.

Die großen gelben Haarbüschel von *Lomechusa* (vgl. Fig. 1), welche die hauptsächlichen äußeren Exsudatorgane dieses echten Gastes sind, bieten nach meinen Schnittserien ein viel komplizierteres Problem als ich erwartet hatte. Sie bestehen aus dichten Bündeln langer, steifer, etwas gebogener, gelber Borsten, welche auf den zipfelförmig ausgezogenen Seitenecken der ersten freien dorsalen Hinterleibsringe stehen. Die borstentragenden Zipfel besitzen eine sehr dicke, stark chitinisierte Kutikula, in welcher die einzelnen Borsten nahe beieinander tief eingelenkt sind, so dass jede Borste aus einer Grube des Chitinskelettes entspringt. Zur Basis jeder Borste (vgl. Fig. 2) führt ein ziemlich breiter Porenkanal, der in der Mitte einen Nervenfaden zeigt. An der Basis dieser Borsten stehen zwischen den Hypodermiszellen sehr dicht gedrängte Sinneszellen, der großen Zahl der Borsten entsprechend. Unterhalb der oft mehrreihigen Sinneszellenschicht folgt ein zu den Sinneszellen sich verzweigendes Gewebe von Nervenfasern, die oft zu Ganglienzellen anschwellen. Hierauf folgt eine Schicht von größeren, fast kugelförmigen, sehr chromatinreichen und daher mit Haematoxylin sich blauschwarz färbenden Zellen, welche hellere bläschenförmige Flecke einschließen.

Diese Zellen (*d* in Fig. 1) haben einerseits große Aehnlichkeit mit kugelförmigen Fettzellen, zumal ihre Bläschen manchmal mit gelblichbrauner Flüssigkeit gefüllt sind; ihre Kerne sind jedoch meist größer als jene der Fettzellen. In einigen Fällen sah ich jedoch Uebergangsformen zwischen diesen Zellen und den Fettgewebslappen, so dass die kugelförmigen Zellen sich hier als modifizierte

Fettzellen darstellten. Andererseits sind jene Zellen in innigem Kontakt mit Nervenfasern, die sich zwischen ihnen hindurchziehen und sie oft gleichsam umspinnen. Da ich jedoch bei den größeren jener Zellen in mehreren Fällen auf dünnen Schnitten einen Hof mit einem Sammelkanal in den Bläschen bemerkte, halte ich sie für einzellige Drüsen. Gegen die Basis der gelben Haarbüschel werden sie größer und zahlreicher und vereinigen sich hier (namentlich in der Nachbarschaft der großen Tracheenstämme) zu kleinen Bündeln, deren Spitze gegen die Basis der unten zu erwähnenden membranösen Zwischenzipfel gekehrt ist.

Das Innere der borstentragenden Hautzipfel ist mit Fettgewebe, Fetttröpfchen und feinkörnigem Blutgewebe ausgefüllt; auch feine Tracheenzweige bemerkte ich daselbst. Das Fettgewebe überwiegt zumal in der Basalregion der gelben Haarbüschel so sehr gegenüber jenen verhältnismäßig spärlichen, dunklen Drüsenzellen, dass ich auch in den gelben Haarbüscheln selbst das Fettgewebe für das eigentliche Exsudatgewebe halte, zu dem jene Drüsenzellen nur eine sekundäre Beigabe sind. Ueberdies fehlen sie in den kleineren, weiter gegen die Hinterleibsspitze gelegenen borstentragenden Zipfeln fast ganz, wo das Fettgewebe allein dominiert.

Unmittelbar neben oder richtiger zwischen jedem der ebenerwähnten großen borstentragenden Segmentzipfel der Haarbüschelregion der Hinterleibsbasis steht ein zweiter kürzerer und schmalerer Hautzipfel, dessen Kutikula membranös und wellig längsgestreift ist (vgl. Fig. 1, *m*). Er mündet, wie man auf Querschnitten am besten sieht, zwischen den sich daselbst begegnenden Segmenträndern der dorsalen und ventralen Halbringe und ist von den vorgezogenen, borstentragenden Chitinzipfeln seitlich eingeschlossen und oben überragt. Im Innern dieses Hautzipfels, der außen mit mikroskopisch kleinen, feinen Wimperhärchen dicht bekleidet ist, sieht man einen Ausfuhrgang verlaufen, der mit einer Hülle von Hypodermiszellen bekleidet ist. Bis in den Ausfuhrgang zieht das teilweise aufgelöste, zahlreiche Fetttropfen bildende Fettgewebe sich hinein. Auch bei *Atemeles* fand ich diese membranösen Zwischenzipfel mit ihrem Ausfuhrgang.

Nach diesen Befunden dürfte die Funktion der gelben Haarbüschel der *Lomechusini* als äußerer Exsudatorgane folgendermaßen aufzufassen sein: Die gelben Borsten der Haarbüschel sind Sinneshaare, durch deren Reizung bei der Beleckung des Käfers durch die Ameisen die Ausscheidung des Exsudates befördert wird. Durch die Kontraktion der lateralen Muskelbündel, welche dem gewulsteten Seitenrand des Hinterleibes jederseits schräg vorgelagert sind[1]) (*m* in Fig. 3 bei *Atemeles emarginatus*), sowie durch den mechanischen

1) Dieselben dienen auch als respiratorische Muskeln.

Druck, den die Beleckung und Zerrung der Haarbüschel auf die borstentragenden Zipfel ausübt, wird das Exsudat in die membranösen Zwischenzipfel gedrängt, wo es ausgeschieden wird, an der mit Wimperhaaren bekleideten Oberfläche desselben sich verteilt und zu den einschließenden borstentragenden Zipfeln geleitet wird, wo es an den gelben Haarbüscheln verdunstet bezw. abgeleckt wird (vgl. das Schema Fig. 1).

Allerdings glaube ich auch äußerst feine Porenkanäle bemerkt zu haben, die an den Seiten der Gruben münden, in denen die großen Borsten eingelenkt sind; sie scheinen mir jedoch als Ausfuhrgänge des Exsudates nur von nebensächlicher Bedeutung zu sein. Andere, etwas weitere, aber immer noch sehr feine Porenkanäle, welche in der Kutikula der borstentragenden Zipfel sowie der übrigen Hinterleibsregion ziemlich zahlreich sind, enthalten ein stiftförmiges Organ, das die Oberfläche der Kutikula kaum überragt und in seiner oberen Hälfte eine Anschwellung besitzt. Bei *Lomechusa strumosa* sah ich in mehreren Fällen einen feinen Nervenfaden von einer Sinneszelle an der Basis in den Stift eintreten, weshalb ich diese Organe für Sinneshaare halte. Dagegen waren bei einem Exemplare von *Atemeles emarginatus* die Porenkanäle sämtlicher Stifte mit Luft gefüllt und zeigten ein weißes Bläschen an der Basis. Auch sah ich eine Gruppe dieser selben Porenkanäle rings um eine der großen Sinnesborsten der gelben Haarbüschel, als ob sie daselbst als Ausfuhrgänge des Exsudates dienten; die Deutung dieses Befundes scheint mir jedoch noch zweifelhaft.

Auch in der übrigen Hinterleibsregion außerhalb der gelben Haarbüschel dürfte die Ausscheidung des Exsudates hauptsächlich nicht durch Porenkanäle erfolgen, sondern durch die membranösen Bänder, welche die frei beweglichen, verhornten Segmentplatten des Hinterleibes verbinden[1]). Man sieht nämlich auf den Querschnitten (von *Lomechusa* und *Atemeles*) Bänder von Fettgewebe zwischen die übereinander geschobenen Ränder der dorsalen wie der ventralen Halbringe sich hineinziehen. An den Halsschildseiten dagegen, wo die Kutikula gleichmäßig und kontinuierlich verhornt (dick chitinisiert) ist, zeigt dieselbe eine siebartige Struktur in ihrer oberen und zahlreiche äußerst feine Porenkanäle in ihrer unteren Schicht. Hier muss also die Ausscheidung des Fettproduktes durch die Porenkanäle erfolgen.

Die großen gelben Haarbüschel an den Hinterleibsseiten der *Lomechusini* haben sonach einen vierfachen biologischen Zweck: 1. Sie dienen als Reizorgane zur rascheren und reichlicheren Ab-

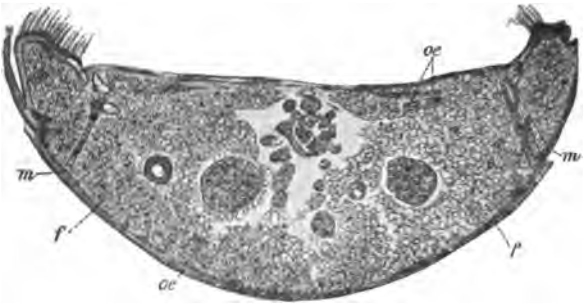
1) Analog zu der Ausschwitzung des Wachses bei den Apiden (vgl. v. Buttel-Reepen im Biol. Centralbl. 1903, Nr. 3, S. 99).

sonderung des Exsudates bei der Beleckung des Käfers durch seine Wirte. 2. Sie dienen als Verdunstungsorgane desselben, indem sie die Verdunstungsoberfläche vergrößern. 3. Sie dienen, wie ich oft beobachtete, als hauptsächliche Transportorgane, an denen diese Gäste von den Ameisen ergriffen, aufgehoben und fortgetragen oder fortgezogen werden. Hierdurch dienen sie 4. auch als Schutzorgane für die Seiten der Hinterleibsbasis, welche sonst durch die Ameisenkiefer leicht verletzt werden könnten.

2. *Atemeles emarginatus* Payk. (F. 3 u. 4).

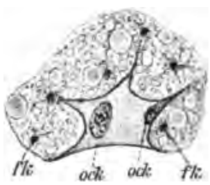
Die Schnittserien mehrerer jüngerer und älterer Exemplare ergaben wesentlich dieselben Resultate wie bei *Lomechusa strumosa*. Die gelben Haarbüschel an den Seiten des Hinterleibes sind ebenso

Fig. 3 (Photogramm).



Querschnitt durch die Haarbüschelregion des Hinterleibes eines jungen Männchens von *Atemeles emarginatus*; zeigt die mächtige Entwickelung des Fettgewebes (32 : 1).
f = Fettgewebe; *oe* = Oenocyten; *m* = Quermuskeln der Hinterleibsseiten.

Fig 4.



Zweikernige Oenocyte in einem Fettgewebslappen von *Atemeles emarginatus* (320 : 1).
ock = Kerne der Oenocyte.
fk = Fettgewebskerne.

stark entwickelt wie bei *Lomechusa*; dagegen fehlen die feinen gelben Tomentreihen der Abdominalbasis sowie die gelben Haarbüschel der Hüften und Schenkel. Was über die Entwickelung des Fettgewebes und den Bau der gelben Haarbüschel von *Lomechusa* gesagt wurde, gilt ebenfalls für *Atemeles* sowohl bezüglich der topographischen Anatomie als bezüglich der Histologie. Auch hier ist das Fettgewebe das eigentliche Exsudatgewebe, die kleinen Bündel kugelförmiger Drüsen an der Basis der gelben Haarbüschel verhalten sich zu jenem Exsudate nur sekundär. Der Hauptausfuhrgang des Exsudates ist auch hier in den membranösen Zipfeln zwischen den borstentragenden Chitinzipfeln der gelben Haarbüschel gelegen.

Um die mächtige Entwickelung des Fettgewebes im Hinterleib von *Atemeles* und *Lomechusa* zu zeigen, gebe ich anbei die Photo-

graphie eines Querschnittes durch den Hinterleib (in der Gegend des dritten freien Dorsalsegmentes) eines jungen Männchens von *Atemeles emarginatus* (Fig. 3). Fig 4 zeigt eine stärker vergrößerte Oenocyte in dem abdominalen Fettgewebe desselben Individuums.

3. Larve von *Lomechusa strumosa* F.

Fettgewebe ähnlich jenem der Imago, aber noch umfangreicher entwickelt, fast im ganzen Körper ringsum eine sehr breite, kontinuierliche Syncytienschicht bildend, welche ungefähr $^8/_{10}$ der ganzen Körpermasse ausmacht. Struktur des Fettgewebes zarter und weitmaschiger als bei der Imago, wie aus einem reich verästelten Netzwerk gebildet; dasselbe wird von zahlreichen feinen Nervenfasern durchzogen, die vom Bauchmarke ausgehen[1]). Eine definitiv fertige Form von Oenocyten konnte ich bei diesen Larven nicht finden, sondern nur eine Menge verschiedener Stadien ihres Bildungsprozesses, der von der Hypodermis aus erfolgt: in Protoplasmabändern (auf der ventralen Körperseite) unter der Hypodermis treten Kerne auf[2]), die einzelnen Zellen grenzen sich durch eine Membran ab, die neugebildeten Oenocytengruppen wandern den großen Tracheenstämmen entlang gegen die Körpermitte und trennen sich in einzelne Zellen, die sich im Fettgewebe verteilen. Da diese Vorgänge gerade bei größeren, fast erwachsenen Larven am häufigsten sind, wird die Vermutung nahegelegt, dass die Bildung der imaginalen Oenocyten bei *Lomechusa* schon im Larvenstadium beginne, zumal die Imaginaloenocyten den in der erwachsenen Larve vorhandenen sehr ähnlich sind. Puppen verschiedener Entwickelungsstadien konnte ich noch nicht untersuchen.

4. *Claviger testaceus* Preyssl. (Fig. 5 u. 6).

Starke Entwickelung des Fettgewebes im Hinterleib, besonders an der Basis, auf den Seiten und im Rücken sowie unterhalb

---

1) Hiermit hängt eine schon früher (Zur Morphologie und Biologie der *Lomechusa*-Gruppe, Zool. Anz. 1897, n° 546, S. 469) erwähnte Beobachtung wahrscheinlich zusammen. *Lomechusa*-Larven, die ich durch die Ameisen mit Methylenblau-Zucker füttern ließ, erhielten bald eine diffuse, blassgrüne oder grünlichblaue Färbung. Da Methylenblau hauptsächlich die Nervenfasern des lebenden Gewebes färbt, dürfte jene Färbungserscheinung an den *Lomechusa*-Larven wohl teilweise wenigstens auf den obenerwähnten Reichtum an Nervenfasern im Fettgewebe zurückzuführen sein. Bei ebenso gefütterten Ameisenlarven trat nie eine diffuse Körperfärbung auf, sondern die Methylenblaufärbung blieb als breites dunkles Band auf den Mitteldarm beschränkt. Vielleicht beruht jedoch die diffuse Färbung der *Lomechusa*-Larven in erster Linie auf die Färbung des Blutes; denn nach dem blauen Bauchband (Darmtraktus) trat ein intensiver gefärbtes, dunkelblaues, perlschnurartiges Rückenband (Vas dorsale) auf; dann erst folgte die diffuse Körperfärbung.

2) Selbstverständlich handelt es sich hierbei nicht um eine „freie Kernbildung" im alten Sinne; ich beschreibe die Vorgänge nur so, wie sie sich mir auf den Schnittserien darstellten.

der Flügeldecken, also an jenen Stellen, wo die äußeren Exsudatorgane, die gelben Haarbüschel der Hinterleibsseiten, der Hinterleibsbasis und der Flügeldeckenspitze sowie die große Exsudatgrube der Abdominalbasis liegen[1]). Von dem eigentlichen Fettgewebe und von dem ihm entstammenden äußerst feinkörnigen Blutgewebe lässt sich jedoch ein eigentümliches Hautdrüsengewebe als spezielles Exsudatgewebe in den Seiten und von dort gegen die Mitte der Hinterleibsbasis unterscheiden. Verfolgt man eine lückenlose Serie von Querschnitten von der Hinterleibsspitze nach vorn, so bemerkt man zuerst innerhalb der gewulsteten Hinterleibsränder größere langgestreckte Drüsenzellen von fast flaschenförmiger Gestalt, welche je eines oder mehrere Bläschen mit ihrem feinen Drüsenkanälchen umschließen. Die Kerne der secernierenden Zellen dieser Drüsen sind kaum größer als jene der Fettzellen, aber meist etwas mehr oval und dichter und gleichmäßiger mit Chromatinkörnchen gefüllt[2]). Das distale, verjüngte Ende dieser Zellen ist innerhalb des gewulsteten Seitenrandes des Hinterleibes stets gegen die gelben Haarbüschel der Dorsalseite gerichtet, während der Kern am anderen, breiteren Ende der Zelle liegt. Gegen die Hinterleibsbasis nehmen diese Drüsenzellen an Menge allmählich zu und rücken von beiden Seiten her in den dorsalen Hinterleibsraum (in die Exsudatgrube von *Claviger*) hinein. Dort bilden sie jederseits umfangreiche Drüsenbüschel, deren einzelne Zellen gruppenweise zu rosettenförmigen (oder halbrosettenförmigen) lobes secreteurs oder Pseudoacini (Gilson, Dierckx) vereinigt sind. Die Zellen eines jeden Lobus haben ihr schmaleres Ende stets einem gemeinsamen Punkte (dem Mittelpunkte der Rosette) zugekehrt, wo man mehrere kleine, dunkle Kerne bemerkt, die den Kernen der „cellules épithéliales de revêtement interne du pseudoacinus“ bei Dierckx[3])

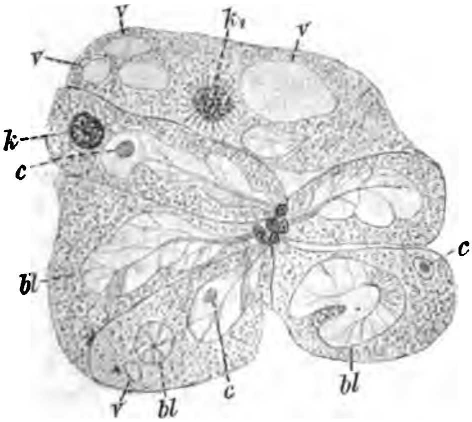
1) Außerdem ist sekundär (wie bei *Lomechusa*, *Atemeles*, *Paussus*, *Chaetopisthes*) die ganze Körperoberfläche durch die feinen Porenkanälchen der Kutikula an der Exsudatfunktion des Fettgewebes beteiligt.

2) Von diesen Drüsenzellen sind andere, in der Größe und Gestalt ihnen oft ähnliche, aber viel dunklere, drüsenähnliche Zellen zu unterscheiden, die einen viel größeren runden Kern und ein sehr dichtes Protoplasma haben und bündelweise um die großen Tracheenstämme der Hinterleibsseiten sich anlegen. Diese Zellen scheinen keine Beziehung zum Exsudatgewebe zu haben, sondern eher den Oenocyten zu entsprechen. Zweige der seitlichen Tracheenstämme durchziehen auch das oben beschriebene Exsudatgewebe.

3) Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides (La cellule, XVI. 1. fascic. 1899). Manche Abbildungen von Dierckx haben große Aehnlichkeit mit dem obenerwähnten Exsudatgewebe, z. B., Taf. II, Fig. 12. Von den Analdrüsen der Carabiden etc. unterscheidet sich das Exsudatgewebe von *Claviger*, *Chaetopisthes* und *Paussus* jedoch erstens dadurch, dass es ein Hautdrüsengewebe ist, das keinen gemeinschaftlichen Ausführungsgang besitzt, sondern durch Kribellen mündet; ferner auch dadurch, dass die secernierenden Zellen bezüglich ihrer Färbbarkeit mit Haematoxylin-Eosin dem Fettgewebe gleichen.

entsprechen (vgl. Fig. 5 in der Mitte). Diese Kerngruppen bezeichnen die Sammelpunkte der Drüsenkanälchen der einzelnen secernierenden Zellen eines jeden Lobus. Von diesen Sammelpunkten aus ziehen die ausführenden Kanäle schräg nach oben und außen (dorsal-lateralwärts) gegen den gewulsteten Seitenrand der Hinterleibsbasis hin, wo sie in der von den gelben Haarbüscheln besetzten Kutikula in Form von Kribellen münden. Ich sah auf den Querschnitten jener Region bei mehreren Exemplaren solche Kribellen nahe beieinander liegen; in einem Falle zählte ich in einem Kri-

Fig. 5.

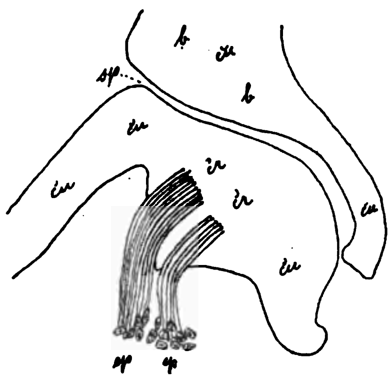


Pseudoacinus des Exsudatgewebes der Hinterleibsbasis von *Claviger testaceus* (die oberste Zelle gehört zu einem benachbarten Pseudoacinus).

(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compoc. 4; 500:1.)

k, k_1 = Kerne der secernierenden Zellen.
bl = Drüsenbläschen mit Drüsenkanal.
v = Vakuolen.
c = koagulierte Sekrettropfen in den Bläschen resp. in den Vakuolen.

Fig. 6.



Doppeltes Kribellum des Exsudatgewebes der Hinterleibsbasis von *Claviger* (aus demselben Schnitt wie Fig. 5).

(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compoc. 4.)

ep = Epithelkerne der Mündungsregion der Pseudoacini.
cr = Kribellum.
cu = Chitinöse Kutikula.
sp = Segmentspalte des gewulsteten Hinterleibsrandes.
b = borstentragender Segmentzipfel (Exsudatbüschel).

bellum 12, im zweiten 8 Kanälchen: in einem anderen Falle in einem Kribellum 10—12, im zweiten 6—7 Kanälchen. Die einzelnen Kanälchen des elliptischen oder fast kreisförmigen Kribellums zeigen sich auf den Schnitten als die direkte Fortsetzung der Enden der einzelnen Sammelkanälchen des betreffenden Drüsenbündels. Die Zahl der Porenkanälchen jedes Kribellums scheint mir daher durch die Zahl der Sammelkanälchen des betreffenden Drüsenbündels bestimmt zu werden, so dass zwar die Drüsenkanälchen der einzelnen secernierenden Zellen eines jeden Pseudoacinus sich zu einem Sammelkanälchen vereinigen, die Sammelkanälchen der verschie-

denen Pseudocini eines Drüsenbüschels dagegen voneinander getrennt bleiben und zu einem Bündel vereinigt bis zum Kribellum verlaufen.

Fig. 5 zeigt einen rosettenförmigen Pseudoacinus eines solchen Drüsenbündels bei starker Vergrößerung und homogener Immusion. Fig. 6 zeigt ein lateralwärts von jenem Pseudoacinus auf demselben Schnitte gelegenes Doppelkribellum, das für die Sammelkanälchen der Pseudoacini eines ganzen Drüsenbündels als Exsudatöffnung dient; es mündet an der lateralen Segmentspalte, welche von den gelben Haarbüscheln des gewulsteten Seitenrandes der Abdominalbasis umschlossen und überdies von den längeren Haarbüscheln der Flügeldeckenspitze oben bedeckt ist.

Zur Charakteristik der hier abgebildeten Drüsenzellen (Fig. 5) sei noch aufmerksam gemacht auf ihre bedeutende Größe (60—90 μ in der Länge), auf die Größe und meist gelappte, oft gebogene Form des Drüsenbläschens, in dessen Innern von den Wänden des Drüsenkanälchens aus Protoplasmafäden zu der Bläschenwand ziehen und nicht selten zu förmlichen Septen sich erweitern; ferner auf die in den Bläschen manchmal vorhandenen Einschlüsse, welche homogene, stark eosinophile Kügelchen darstellen und an Dotterkugeln erinnern. Manchmal sind mehrere Bläschen in einer Zelle vorhanden und werden dann häufig vakuolenartig. Die relativ bedeutende Größe jener Drüsenzellen im Verhältnis zur Kleinheit von *Claviger* (2 mm) und zu dem beschränkten Raume in der Hinterleibsbasis, wo sie sich finden, legt die Vermutung nahe, dass vielleicht die Zahl der Sammelkanälchen, die in die Kribellen münden, der Zahl der secernierenden Zellen und somit der Zahl der ursprünglichen Drüsenkanälchen entspreche. Ob nämlich eine wirkliche Vereinigung der Drüsenkanälchen, die an der Basis eines jeden Pseudoacinus zusammenstoßen, stattfinde, oder ob sie von dort aus nur sehr nahe beisammen bis zum Kribellum verlaufen, konnte ich nicht näher feststellen, obwohl mir ersteres eher der Fall zu sein schien.

Die soeben beschriebene typische Form des Exsudatgewebes nähert sich gegen die Mitte der Hinterleibsbasis vielfach dem Fettgewebe so sehr, dass es von diesem kaum mehr unterscheidbar ist. Die Drüsenbläschen werden hier vakuolenartig, und zwar bei einigen Individuen mehr als bei anderen[1]); die Kanälchen der Bläschen werden undeutlich, das Protoplasma der secernierenden Zellen wird weitläufiger granuliert, maschig genetzt, ähnlicher demjenigen der Fettzellen; die Kerne werden chromatinärmer und zeigen ähnlich den Kernen der Fettzellen von *Claviger* in der Mitte ein dunkles

1) Am stärksten zeigte sich diese Vakuolisierung bei zwei im Mai 1901 gefangenen Männchen.

Kernkörperchen. Da ferner das Protoplasma sich ähnlich dem des Fettgewebes gegen die Haematoxylin-Eosin-Färbung verhält, indem es bei nicht allzustarker Färbung nur eosinophil ist, kommt eine Aehnlichkeit dieses Hautdrüsengewebes mit dem Fettgewebe zu stande, die wohl dazu berechtigt, es als „adipoides Drüsengewebe" zu bezeichnen.

Das Fettgewebe von *Claviger* bildet außerhalb der mit gelben Haarbüscheln ausgestatteten Regionen meist einfache oder mehrfache Bänder von ziemlich großen und ziemlich regelmäßig begrenzten ovalen Zellen, deren jede einen kreisförmigen, chromatinarmen Kern mit dunklem Kernkörperchen besitzt. Um letzteres ordnen sich die Chromatinkörnchen des Kernes mehr oder weniger deutlich radiär an wie die Speichen eines Rades um dessen Achse. In der Exsudatregion der Hinterleibsbasis, wo das Fettgewebe das Drüsengewebe berührt, wird die Struktur des Fettgewebes mehr syncytienartig. Untersucht man bei sehr starker Vergrößerung die Kerne des Fettgewebes, so zeigen sie oft eine auffallende Aehnlichkeit mit secernierenden Zellen. Das centrale Kernkörperchen gleicht einem braunen oder rötlichen Bläschen, das in der Mitte einen helleren oder dunkleren Punkt hat und schwach radiär gestreift ist; die radiäre Streifung scheint sich in das Karyoplasma fortzusetzen und die radiäre Anordnung der Chromatinkörner zu bewirken. Unter die Basis des Kerns zieht sich ein stielartiger Protoplasmawulst hinein. Oenocyten fand ich im Fettgewebe von *Claviger* nicht, wohl aber sehr dunkle drüsenähnliche Zellen an den großen seitlichen Tracheenstämmen des Hinterleibes (vgl. oben S. 229 Anm. 1).

Die Flügeldeckenspitze von *Claviger* verdient noch besondere Berücksichtigung. Die Flügeldeckenseiten sind gegen die Spitze hin hoch erhaben gewulstet und tragen nahe den Außenecken der Spitze einen großen Büschel langer gelber Exsudatborsten. Letztere legen sich über die Seiten der Hinterleibsbasis und bedecken somit auch die Kribellen, die sich daselbst als Exsudatporen des adipoiden Drüsengewebes finden. Deshalb dienen die langen Haarbüschel der Flügeldeckenspitze zugleich auch als Verdunstungstrichome für diese Drüsengewebe, welches das (hauptsächliche?) Exsudatgewebe der Hinterleibsbasis von *Claviger* darstellt. Außerdem dienen sie als Reizborsten bei der Beleckung. Innerhalb des Seitenwulstes der Flügeldecken findet sich nämlich zunächst unter der Basis der gelben Haarbüschel eine Reihe von Sinneszellen; im übrigen füllt dichtes Fettgewebe das Innere des Flügeldeckenwulstes aus. Das Fettgewebe bildet jedoch hier keine regelmäßigen Zellbänder, sondern sehr unregelmäßige Syncytien, zwischen denen ausgedehnte, völlig homogene Plasmabänder von blassrötlichvioletter Färbung (bei Haemalaun-Eosin-Färbung) sich

hindurchziehen. Die Kerne der Fettzellen haben auch hier das eigentümliche Aussehen asterförmiger Bläschen. Das Exsudatgewebe der hohlen Flügeldeckenseiten ist somit Fettgewebe; das adipoide Hautdrüsengewebe konnte ich in ihnen nicht finden, während es bei *Chaetopisthes* auch in der mit gelben Borstenbüscheln ausgestatteten Flügeldeckenspitze stark entwickelt ist. Obwohl auch bei *Claviger* das Drüsengewebe der Hinterleibsbasis ein hauptsächliches Exsudatgewebe zu sein scheint, so dominiert es doch bei weitem nicht so stark gegenüber dem Fettgewebe wie bei *Chaetopisthes* und *Paussus*. Deshalb bin ich noch im Zweifel, ob man jenes Drüsengewebe bei *Claviger* schon als das hauptsächliche Exsudatgewebe aufzufassen habe oder ob das Fettgewebe als Exsudatgewebe hier noch überwiege.

Die Schnitte eines mit Ueberosmiumsäure behandelten Exemplares von *Claviger testaceus* bestätigen den riesigen Fettreichtum des Hinterleibes von *Claviger*. Das abdominale Fettgewebe färbte sich fast kontinuierlich sehr intensiv schwarz. Dies war allerdings auch bei den an das Fettgewebe angrenzenden und in dasselbe gleichsam überleitenden Zellen des adipoiden Drüsengewebes der Hinterleibsbasis der Fall, besonders in der Medianregion. Die lateralen Pseudoacini jenes Drüsengewebes zeigten dagegen nur eine schwach grauliche Färbung. Rings um die Kribellen des adipoiden Drüsengewebes an den Seiten der Hinterleibsbasis fanden sich dichte Schichten kleiner schwarzer Fetttröpfchen. Wo das Fettgewebe des Hinterleibes unmittelbar an die Hypodermis angrenzt, sind die kleinen, kurzen Porenkanälchen der Kutikula meist tiefschwarz gefärbt, was bei den größeren Porenkanälen der Sinnesborsten nicht der Fall ist. Auf den Querschnitten der Flügeldeckenspitze zeigen sich schon außerhalb zwischen den gelben Borsten tiefschwarz gefärbte Körnchen des fettigen Exsudates. Zwischen den hellen Kreisen der Querschnitte der Sinnesborstenbasis etwas tiefer in der Flügeldeckenspitze selbst sind schwarzgefärbte kleine Punkte verteilt, welche den fettführenden Porenkanälen zu entsprechen scheinen. Das Innere der erweiterten Flügeldeckenspitze ist mit Fettgewebsmassen erfüllt, die sich jedoch nicht so intensiv schwarz färben wie das abdominale Fettgewebe und sich hierin dem adipoiden Drüsengewebe der Hinterleibsbasis einigermaßen nähern.

Auf andere Punkte der Anatomie von *Claviger* kann ich hier nicht eingehen. Es sei nur bemerkt, dass der Hals sich noch ein beträchtliches Stück in den Prothorax hinein fortsetzt, so dass ein doppelter Chitinring den Hinterkopf umgiebt (zum Schutze beim Transporte von *Claviger* durch die Ameisen, die ihn mit ihren Kiefern häufig am Halse ergreifen und forttragen). Einen Augennerv konnte ich, der Blindheit von *Claviger* entsprechend, nicht bemerken (wie auch Lespès bereits angegeben hat).

5. *Hetaerius ferrugineus* Ol.

Dem niederen Grade der Symphilie dieses Gastes entsprechend ist das periphere Fettgewebe minder stark entwickelt als bei *Claviger*. In den Seitenteilen des Körpers unterhalb der Kutikula des Prothorax und der Flügeldecken ist es am stärksten entwickelt, jedoch überall normal, nirgendwo in „adipoides Drüsengewebe“ übergehend. In den Thoraxseiten habe ich zwar auch ein drüsiges Organ bemerkt; ob dasselbe jedoch zum Exsudat in Beziehung steht, ist mir um so zweifelhafter, da keine spezialisierten Exsudattrichome oder Exsudatgruben an jener Stelle stehen, sondern nur die isolierten gelben Börstchen, die auch an anderen Stellen der Körperoberfläche als Exsudattrichome sich finden. Das Exsudatgewebe ist somit hier das gewöhnliche Fettgewebe; die Ausschwitzung desselben erfolgt wahrscheinlich durch die feinen Porenkanälchen der Kutikula auf dem Prothorax und den Flügeldecken.

Bei einem Weibchen von *Hetaerius* fiel mir die Größe des reifen, kurz elliptischen Eies auf, das einen beträchtlichen Teil des Hinterleibes einnahm und durch den größten Teil der betreffenden Querschnittserie hindurchging. Es sei noch bemerkt, dass ich in einem Beobachtungsneste von *Formica sanguinea* schon seit mehr als 3 Jahren dieselben 2 Exemplare von *Hetaerius ferrugineus* halte, ohne jemals Eier, Larven oder frisch entwickelte Käfer in dem Neste zu bemerken.

(Fortsetzung folgt.)

Preisaufgabe der kais. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg über die Erforschung der Natur des Fischgiftes und über die Mittel zur Bekämpfung desselben.

In Anbetracht der sich alljährlich wiederholenden Vergiftungsfälle durch Fischgift infolge des Genusses roher, stark gesalzener Fische und in Anbetracht des tötlichen Ausganges dieser Fälle hat das Kaspische Komitee für Fisch- und Seehundsfang im Jahre 1886 in der Astrachan'schen Filiale der Staatsbank 5000 Rubel niedergelegt zur Bildung einer Prämie für die Erforschung der Natur des Fischgiftes, für die Angabe von Mitteln zur Verhütung der Fische vor Ansteckung und zur Heilung der durch giftige Fische Erkrankten. Mit den angewachsenen Prozenten hat die erwähnte Summe gegenwärtig die Höhe von 7500 Rubel erreicht.

Im November 1887 wurde mit Allerhöchster Genehmigung von seiten der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften eine Preisaufgabe über die Natur des Fischgiftes und über die Mittel zur Bekämpfung desselben ausgeschrieben und seiner Zeit zur allgemeinen Kenntnis gebracht. Da die Prämie bei der am 1. Januar 1894 angesetzten Preisbewerbung niemandem zuerkannt werden konnte, beschloss die Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, in Uebereinkunft mit dem Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen, nochmals eine Preisbewerbung unter veränderten Bedingungen auszuzchreiben.

Die Erforschung der Natur des Fischgiftes ist überhaupt eine verwickelte Aufgabe und mit grossen technischen Schwierigkeiten verbunden, welche die Ausarbeitung einer Reihe selbständiger Fragen und spezieller Untersuchungen erfordern.

In Anbetracht dessen werden die Forscher, die an der erwähnten, im Interesse des Volkswohles wichtigen Preisbewerbung teil zu nehmen wünschen, aufgefordert, folgende Aufgaben zu lösen:

1. Auf dem Wege genauer Versuche die Eigenschaften des Fischgiftes festzustellen;

2. den Einfluss des Fischgiftes auf die einzelnen Organe des tierischen Körpers, auf das centrale Nervensystem, das Herz, den Blutkreislauf und den Verdauungsapparat zu erforschen;

3. ein genaues Bild der durch die Vergiftung in den einzelnen Teilen des tierischen und menschlichen Körpers hervorgerufenen pathologischen Veränderungen zu entwerfen;

4. eine Beschreibung derjenigen Merkmale vorzustellen, an denen man einen das sogenannte Fischgift in sich tragenden Fisch von einem gesunden unterscheiden kann;

5. Mittel anzugeben, durch welche die Fische vor Infektion bewahrt werden könnten;

6. Gegengifte und überhaupt Mittel zur Bekämpfung der Vergiftung durch Fische anzugeben.

In den erwähnten Punkten sind nur die wichtigsten der Lösung zu unterwerfenden Fragen angeführt; in Betreff der Einzelheiten wird vom Verfasser gefordert, dass er sich bei allen Forschungen, sowohl physiologischen, wie auch pathologischen, chemischen und bakteriologischen Charakters, den jeweiligen Anforderungen der Wissenschaft anpasse und die neuesten Methoden in Anwendung bringe.

Dementsprechend kommen bei der Preisbewerbung folgende 3 Prämien zur Verteilung: eine grofse im Betrage von 5000 Rubel und 2 kleine im Betrage von 1500 und 1000 Rubel.

Zur Erlangung der kleinen Prämien ist es hinreichend, wenn der Verfasser einen Teil der Aufgabe löst und seinen Beobachtungen hauptsächlich die Methode einer Wissenschaft — der Chemie, Physiologie oder Bakteriologie — zu grunde legt.

Die grofse Prämie kann nur derjenigen Schrift zuerkannt werden, welche die Aufgabe über die Natur des Fischgiftes in ihrem ganzen Umfange löst.

Ferner wird zur Erlangung der grofsen Prämie gefordert, dass zugleich mit der Schrift auch der Giftstoff, sowie Zeichnungen und Präparate, die auf die Erforschung der Frage Bezug haben, vorgelegt werden.

Zur Bewerbung um die erwähnten Prämien werden sowohl russische, wie auch ausländische Gelehrte zugelassen. Die Schriften in russischer, lateinischer, französischer, englischer oder deutscher Sprache, als Manuskripte oder in gedruckter Form, müssen bis zum 1. Oktober 1903 im Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen eingereicht werden, welche hierauf seinerseits die eingelieferten Schriften einer Kommission zur Prüfung unterbreitet, die unter dem Präsidium des Vorsitzenden des Medizinischen Konseils des Ministeriums des Innern aus 2 von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften ernannten Vertretern, aus 2 von der Militär-Medizinischen Akademie ernannten Vertretern, ferner aus 2 von der Gesellschaft für Wahrung des Volkswohls ernannten Vertretern und endlich aus einem vom Ministerium der Landwirtschaft und Staatsdomänen ernannten Vertreter zusammengesetzt ist.

Ihren Bericht muss die Kommission bis zum 1. Januar 1904 dem Minister der Landwirtschaft und Staatsdomänen vorgelegt haben, der seinerseits auf Grundlage des Gutachtens der Kommission die Verfügung trifft, dass die Prämie denjenigen Verfassern zuerkannt werde, die eine befriedigende Bearbeitung der Frage vorgelegt haben.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. **15. März 1903.** **№ 6.**

Zur Biologie der Blattstellung.

Von Jul. Wiesner.

Die Lehre von der gesetzmäßigen Anordnung der Blätter am Stamme teilt das Schicksal der meisten botanischen Fragen, namentlich derjenigen, welche frühzeitig der Forschung unterworfen wurden. Man hat die einschlägigen Fragen zuerst als rein morphologische Probleme behandelt. Dabei wurde anfänglich nur auf die fertigen Zustände Rücksicht genommen, und die Behandlung des Gegenstandes war eine rein deskriptive. Später erst begann man, auf frühere Entwicklungszustände zurückzugreifen, ja diese Organe bis auf die ersten Anlagen zurückzuverfolgen. Dieses Studium der (ontogenetischen) Entwickelung blieb indes dabei doch ein bloß deskriptives. Im Bereiche der Blattstellungslehre gab aber die Erforschung der Entwickelung den ersten Anstoß zur physiologischen Behandlung des Problems. Es ging die Betrachtungsweise aus dem Stadium der bloßen Beschreibung in das der kausalen Erklärung über. Wenn ich hier von kausaler Erklärung spreche, so nehme ich den Begriff der Kausalität im gewöhnlichen und nicht in jenem philosophischen Sinne, in welchem auch die landläufige kausale Erklärung nur als eine erweiterte Form der Beschreibung zu betrachten ist.

Die Kenntnis der Morphologie der fertigen Blattanordnungen ist bekanntlich hauptsächlich Schimper und Al. Braun zu danken. Ihre Arbeiten fallen in die dreißiger Jahre des vorigen Jahr-

hunderts. Etwa 30 Jahre später erfolgten die ersten entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen über Blattstellungen durch Hofmeister, welcher große Forscher auch, und zwar auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen, die ersten Gedanken über die Ursachen des Zustandekommens der Blattstellungen ausgesprochen und damit die Anregung zu einer kausalen Behandlung unseres Problemes gegeben hat.

Dieses Problem in die Bahnen der Physiologie gelenkt zu haben, ist das unvergängliche Verdienst Schwendener's[1]). Auf seine mechanische Blattstellungstheorie werde ich später, soweit es der Plan dieser kleinen Studie zulässt, noch zurückkommen. Hier will ich, des allgemeinen Ueberblickes halber, nur folgendes bemerken. Nach Schwendener vollzieht sich der Prozess der Anordnung der Blätter in der Ontogenese. Die Ursachen, welche die gesetzmäßige Anordnung bedingen, sind nach ihm rein mechanische und beruhen auf dem Druck — beziehungsweise Zug —, welcher an der wachsenden Vegetationsspitze durch die nach seiner Auffassung stets in Kontakt tretenden Blattanlagen hervorgerufen wird. Es scheint, dass das Blattstellungsproblem auch in Rücksicht auf seine physiologische Behandlung das Schicksal anderer ähnlicher Fragen teilt, dass man dasselbe nämlich auf zu einfache und scheinbar nächstliegende Ursachen zurückführte. Ich möchte hier daran erinnern, dass Hofmeister die Erscheinung des positiven Geotropismus auf Belastung zurückführte, indem er annahm, dass an einer horizontal liegenden Wurzel eine hinter der Wurzelspitze gelegene, angeblich plastische Gewebszone die Abwärtsneigung der Wurzelspitze bedinge, welche einfach infolge ihrer Last nach abwärts gezogen werde. Sachs hat noch im Jahre 1865 (Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen p. 92) dieser Ansicht Hofmeister's gehuldigt, ist aber bei näherem Eingehen in das Wesen des Geotropismus bald anderer Ansicht geworden. Heute ist das Zustandekommen der geotropischen Krümmung noch ungeklärt. Aber das sieht jedermann ein, dass der positive Geotropismus sich nicht als ein einfaches Belastungsphänomen behandeln lasse. Vielmehr liegt hier ein ungemein schwieriges Reizphänomen vor, dem man durch verschiedene Hypothesen beizukommen trachtet. Trotz Aufwand von vielem Fleiß, großer experimenteller Arbeit und obgleich bereits ein großes Thatsachenmaterial vorliegt, ist die Art des Zustandekommens des Wurzelgeotropismus noch ein ungelöstes Rätsel.

Weitaus tiefer als damals Hofmeister mit Rücksicht auf das Problem des positiven Geotropismus, hat Schwendener eine mechanische Blattstellungstheorie fundiert. Trotzdem muss die

---

1) Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

Theorie sehr eingeschränkt werden. Wenn nämlich auch die Richtigkeit der auf die Mechanik der Blattanordnungen bezugnehmenden Deduktion Schwendener's nicht angezweifelt werden kann, so bestreitet man, dass in jedem Falle die von dem genannten Forscher aufgestellte Theorie zutreffe. Schwendener's tief durchdachte und mit mathematischer Schärfe aufgebaute Blattstellungstheorie hat die physiologische Untersuchung unseres Problems in Fluss gebracht, aber es ist bis jetzt noch nicht zu einer Klärung der Grundanschauungen gekommen.

Trotzdem kann aber jetzt schon als sicher angenommen werden, dass das Zustandekommen der Blattstellungen doch ein komplizierterer Vorgang ist, als von Schwendener angenommen wird. Vor allem mehren sich die Fälle, in welchen bestimmte, selbst ganz gewöhnliche Blattstellungen auftreten, die gewiss nicht auf Raum-, Kontakt- und Druckverhältnisse zurückzuführen sind, bei denen also die von der Theorie des genannten Forschers geforderten mechanischen Momente nicht zur Geltung kommen[1]). Soweit in solchen Fällen äußere, die Blattanordnung bewirkende Ursachen nicht verschwunden sind, bleibt keine andere Annahme übrig als die, dass die betreffenden Blattstellungen ihren Grund in der Organisation der Pflanze haben, dass hier innere Ursachen thätig sind und dann ist die Annahme nicht abzuweisen, dass derartige Blattstellungen erblich festgehaltene Eigentümlichkeiten der Pflanze darstellen, welche im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sich ausgebildet haben.

In besonderen Fällen wurde bereits vor wenigen Jahren die Mitwirkung äußerer Einflüsse auf das Zustandekommen der Blattstellung nachgewiesen, welche aber anderer Art sind als die von Schwendener angenommenen mechanischen Kräfte. Es liegt nämlich eine Untersuchung von Vöchting[2]) vor, derzufolge bei *Phyllocactus* und anderen Cacteen nicht nur die Form des Stammes, sondern auch die an demselben auftretenden Blattstellungen vom Lichte abhängig sind. Im Dunkeln wird der Stamm von *Phyllocactus* aufrecht und dabei regelmäßig, er wird orthotrop; im Lichte hingegen entwickelt er sich schief zum Horizont und bildet sich symmetrisch aus, er wird plagiotrop. Im ersteren Falle kommen relativ kompliziertere Blattstellungen (Divergenz = $^1/_3$ oder höher) zu stande; im letzten Falle bildet sich die einfachste aller bekannten Blattstellungen (Divergenz = $^1/_2$) aus. Nach Vöchting vollziehen sich diese Umgestaltungen in der ontogenetischen Entwickelung.

---

1) S. die Zusammenstellung der betreffenden von Correns, Jost, Raciborski u. a. herrührenden Angaben in der weiter unten citierten Abhandlung von H. Winkler.

2) Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XXVI (1894), p. 438ff.

Der genannte Forscher weist aber auch darauf hin, dass ähnliche Umgestaltungen bei Cacteen auch phylogenetisch entstehen können.

Ich werde später ausführlich darlegen, dass bei Laubblättern, welche ja auf das Licht angewiesen sind und nur im Lichte ihrer Hauptfunktion genügen können, eine enge Beziehung zwischen dem Lichte und der spezifischen Anordnung dieser grünen Organe besteht.

Man sieht also, wie unter der heutigen Auffassung der Lebensvorgänge das Blattstellungsproblem in ein neues Stadium, in das der biologischen Fortschung, einzutreten beginnt. Was in der Ontogenese unter äußeren Einflüssen bei dem Vorgange der Blattanordnung sich vollzieht, wird zur Erklärung der Blattstellungen heranzuziehen sein. Das ist Aufgabe der physiologischen Untersuchung im engeren Wortsinne. Aber diese Art der physiologischen Untersuchung ist, wie man jetzt wohl schon erkennen wird, nicht im stande, des Problems vollständig Herr zu werden. Man ist genötigt, auf erblich festgehaltene, in der Blattstellung zum Ausdrucke gelangende Eigentümlichkeiten der Organisation Rücksicht zu nehmen, und wird diese Besonderheiten aus dem Gesichtspunkte der phylogenetischen Entwickelung zu betrachten haben[1]). Aber es ist dann unabweislich, die Blattstellungen als Anpassungen an die gegebenen Lebensbedingungen ins Auge zu fassen und man wird sich, indem man die Blattstellung als biologisches Problem behandelt, nicht der Aufgabe entziehen können, den Zweckmäßigkeiten, welche die Anpassungen zweifellos im Gefolge haben, näher nachzugehen.

Bei dieser biologischen Betrachtungsweise tritt aber neben dem deskriptiven und kausalen Momente das teleologische in den Vordergrund.

Zweckbetrachtungen spielten lange Zeit hindurch in der Botanik eine große Rolle; aber die Seichtheit, mit welcher dieselben gewöhnlich angestellt wurden, erklärt uns den späteren Rückfall in einen Zustand, in welchem jede Art teleologischer Erklärung perhorresziert wurde. Sagt doch Schleiden (Grundzüge, 4. Aufl., 1860, Vorrede), dass durch die Darwin'sche Lehre „die Teleologie

---

1) Aehnlich so äußert sich H. Winkler in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1. Heft (1901). Nachdem er der Ueberzeugung Ausdruck verliehen hat, dass das Blattstellungsproblem derzeit wohl noch als unlösbar zu betrachten ist, sagt er (Schluss der Abhandlung): „Offenbar ist die Organbildung am Scheitel ein außerordentlich komplizierter Vorgang, der sich unter Abhängigkeit von einer ganzen Reihe verschiedenartiger Faktoren abspielt, über deren Art und Wirkungsweise wir so gut wie gar nichts aussagen können. Jedenfalls müssen wir mit Raciborski jede Theorie der Blattstellung für verfehlt halten, welche die Vorgänge im Innern der wachsenden Sprosspitze nicht in Betracht zieht. Aber nicht diese Vorgänge allein sind zu beachten. Wie bei jedem anderen Vorgange der Gestaltung müssen für die Anlage neuer seitlicher Organe drei Momente als maßgebend berücksichtigt werden: erbliche Anlage, innere Korrelation und äußere Einwirkung."

aus der Naturwissenschaft vollständig heraus und in die erbauliche oder poetische Rede, wo sie hingehört, verwiesen wurde". Es war dies zu einer Zeit, in welcher man philosophischerseits wähnte, dass Kausalität und Teleologie sich ausschließen. Aber da hat sich Schleiden's Vorausblick wahrlich nicht bewährt: denn gerade die Belebung der biologischen Forschung durch Darwin musste die Zweckbetrachtung wieder in ihr Recht einsetzen, wenn auch bei kritikloser Zustimmung zur Lehre von der artbildenden Kraft der Kampf ums Dasein und der natürlichen Auslese die offenbare Zweckmäßigkeit der organischen Einrichtungen als Wirkung blinder Naturkräfte sich darstellen konnte. Aber die Ueberwindung dieser Lehre, die sich besser als diese bewährende Aufstellung der „Zielstrebigkeit" (K. v. Baer) und die vorurteilslose Feststellung der zahlreichen, sich als zweckmäßige Einrichtungen zu erkennen gebenden Naturvorgänge und Bildungen im organischen Reiche musste notwendigerweise wieder zur Teleologie leiten. Die Fruchtbarkeit der teleologischen Betrachtung — innerhalb der Grenze genauer vergleichender Untersuchungen — hat sich auch durchaus als fruchtbar erwiesen und hat zweifellos dazu beigetragen, dass von seite hervorragender Philosophen die Teleologie wieder in die Erkenntnistheorie Aufnahme gefunden hat und der Nachweis geführt werden konnte, dass Kausalität und Teleologie sich durchaus nicht ausschließen (Wundt).

Da die Teleologie dort einsetzt, wo die Kausalität versagt, müssen neue Wege erschlossen werden, um Zielstrebigkeit, zweckmäßige Einrichtungen der Organisation und zweckmäßige Anpassungen an die Außenwelt in Bezug auf ihr Zustandekommen unserem Verständnis näher zu bringen. Von Seite der Naturforscher wurde dieses dunkle Gebiet ernstlich kaum noch betreten, aber auch die von den Philosophen unternommenen einschlägigen Versuche konnten sich zu allgemeiner Anerkennung nicht durchringen. Die berufensten Forscher sind darin einig, dass sich die Zweckmäßigkeiten der Organismen mechanisch nicht erklären lassen und als eine spezifische Eigentümlichkeit als eine Grundeigenschaft[1]) der Lebewesen angesehen werden müssen, die man als gegeben anzunehmen habe, über deren Ursprung, Ursachen und Zustandekommen sich aber ebensowenig etwas Positives sagen lasse, wie über die Herkunft der Materie.

Wenn sich nun auch die das Leben charakterisierenden Zweckmäßigkeiten auf ihre Entstehungsursachen nicht zurückführen lassen, so ist doch die Kenntnis der mit allen Mitteln der Beobachtung festgesetzten einschlägigen Thatsachen, wie die neue

1) Die wichtigste einschlägige Litteratur über diese Frage findet sich in Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901, 2. Abschnitt.

Periode der Biologie lehrt, ein großer Gewinn, ein offenbarer Fortschritt im Vergleiche zur vorangegangenen Periode, in welcher man jede teleologische Betrachtung als unwissenschaftlich zurückwies[1]).

Ehe ich darzulegen versuche, inwieweit bisher das Blattstellungsgesetz und überhaupt die Anordnung der Blätter an der Achse vom biologischen Gesichtspunkte aus behandelt wurde, erscheint es mir für das Verständnis des Darzulegenden zweckmäßig, einige Hauptpunkte der Blattstellungslehre kritisch zu beleuchten und einige prinzipiell wichtige Thatsachen aus der Geschichte dieses Gegenstandes hervorzuheben.

Die Lehre von der Anordnung der Blätter an der Achse, also das, was man gewöhnlich das Blattstellungsgesetz nennt, ist bis zu einem gewissen Grade ein abgeschlossener Gegenstand. Von einem allgemein gültigen Blattstellungsgesetz kann aber derzeit nicht die Rede sein. Man kennt nämlich einen wichtigen und weitverbreiteten Spezialfall der Blattstellung genauer, die reguläre Anordnung, wie sie namentlich an Laubsprossen, aber auch an Hüllkelchen von Kompositen, Zapfen der Koniferen etc. zu beobachten ist. Aber man hat diese reguläre Anordnung als ein Grundgesetz hingestellt, welchem alle anderen Fälle sich unterordnen sollen. Dass diese Auffassung eine irrtümliche ist, hat schon Mohl und später noch eingehender Hofmeister nachgewiesen. Die mit dem sogenannten Blattstellungsgesetz nicht übereinstimmenden Abweichungen bilden im Aufbaue der Blüte und Blütenstände die Regel, kommen aber selbst im Bereiche der Vegetationsorgane vor, wie die gründlichen und umfassenden Untersuchungen Göbel's[2]) über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse gelehrt haben.

Es leuchtet heute wohl jedermann schon ein, dass die reguläre Blattanordnung bestimmten Lebensfunktionen entspricht oder sich als Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen darstellt, dass aber andere Funktionen, beziehungsweise andere Lebensbedingungen andere Anordnungen erfordern oder zur Folge haben können.

Blattstellungen, welche sich dem bekannten unten noch näher zu betrachtenden „Blattstellungsgesetz“ absolut nicht unterordnen lassen, werden in besonders klaren Beispielen von Göbel nachgewiesen, z. B. bei *Caulerpa prolifera*, wo am horizontal kriechenden Stamme die Blätter stets oben (an der Rückenseite), die Wurzeln stets unten, d. i. dem Substrat zugewendet (an der Bauchseite) erscheinen,

1) Auch jetzt noch lehnen manche Botaniker jede teleologische Behandlung von Lebensvorgängen ab, so z. B. H. Winkler in der oben citierten Abhandlung p. 69. Sehr lichtvoll behandelt Reinke (l. c. p. 90ff.) die Bedeutung der Teleologie für die organische Naturwissenschaft, zunächst unter Berufung auf Kant, E. v. Hartmann und K. E. v. Baer.

2) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II (1882), p. 352ff.

oder an den Inflorescenzachsen von *Vicia Cracca*, wo die Blüten, in Parastichen (über diese siehe weiter unten) angeordnet, nur an der Außenseite (Bauchseite) des Blütensprosses stehen[1]). Alle Versuche, auch diese Fälle dem „Gesetze" unterzuordnen, sind von Göbel als verfehlt nachgewiesen worden.

Ich werde mich in der nachfolgenden Darstellung nur auf jene Fälle beziehen, welche sich dem „Blattstellungsgesetze" unterordnen. Wie schon gesagt, dominieren diese Fälle im Pflanzenreiche, und alle biologischen Betrachtungen, welche über Blattanordnungen angestellt werden, bewegen sich nur innerhalb dieses Rahmens. Dass aber auch alle übrigen Fälle der Anordnung von Blättern oder überhaupt seitlicher Pflanzenorgane (wie z. B. die merkwürdige Blütenanordnung bei *Vicia Cracca*) einer Prüfung vom biologischen Gesichtspunkte aus wert sind, braucht wohl nicht näher auseinander gesetzt zu werden[2]).

Die Geschichte der Auffindung des „Blattstellungsgesetzes" ist kurz folgende. Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts wurde nur zwischen gegenständiger, wirtelständiger und wechselständiger Blattanordnung unterschieden. Bezüglich der letzten war als komplizierteste Form jenes Stellungsverhältnis bekannt, welches man mit dem Namen Quincunx belegte, das im wesentlichen jener weitverbreiteten Blattanordnung entspricht, welches man heute als $^2/_5$ bezeichnet. Diese Blattstellungsformen sind bei Bonnet[3]) zusammengestellt. Er fügt derselben einen neuen, von Calandrini entdeckten, von Bonnet als *Ordre à spirales redoublées* bezeichneten Typus bei. Wie der Name besagt, entdeckte Calandrini die Parastichen (siehe unten) und hat es verstanden, aus diesen Stellungsformen abzuleiten, die wir heute als $^3/_8$ oder als andere noch höhere Stellungsformen bezeichnen würden.

Die erfolgreichsten Schritte in der Kenntnis des Thatbestandes

---

1) Göbel l. c. p. 357, 396ff.

2) Die beiden oben vorgeführten Beispiele sind biologisch vollkommen klar. Dass an dorsiventralen *Caulerpa*-Sprossen, welche am Grunde des Meeres wurzeln, sowohl die nach dem Oberlichte gerichteten Blätter als die nach unten gekehrten, also dem festen Substrate zugewendeten Wurzeln die denkbar zweckmäßigste Lage besitzen, leuchtet wohl ein. Aber auch der die Blütenstände von *Vicia Cracca* betreffende Fall ist verständlich. Das Wenden der Blüten nach außen, vom Muttersprosse weg, erweist sich in mehrfacher Beziehung als zweckmäßig. Die Blüten werden dem stärkeren Lichte zugewendet, ihre Schaubarkeit wird verstärkt, was bei Insektenbefruchtung Vorteil bringt u. a. m. Dieses Nachaußenwenden der Blüten tritt außerordentlich häufig auf und kommt entweder schon in der Ontogenese, in zahllosen Fällen, durch Heliotropismus oder durch Phototrophie (Wiesner, Biol. Centralbl. 1901, p. 801 ff.) zu stande, oder bereitet sich wie bei *Vicia Cracca* bereits phylogenetisch vor, ist also, wie Göbel nachgewiesen hat, zu einer erblich festgehaltenen Eigenschaft geworden.

3) Ch. Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Goettingue et Leyde, 1754.

der regulären Blattstellungen wurden von K. Fr. Schimper und Alexander Braun[1]) unternommen. Diese beiden Forscher stellten das charakteristische geometrische Moment der (regulären) Blattstellungen fest, welches sie als Divergenz bezeichneten. Darunter ist der Winkel (oder Bogen) zu verstehen, welcher ein Blatt eines bestimmten Stellungsverhältnisses, von dem ihm vertikal zunächststehenden, also von dem nächst jüngeren, trennt, wobei sie als Einheit den Stammumfang wählten. Bei dem Stellungsverhältnis, welches die älteren Botaniker als Quincunx bezeichneten, beträgt die Divergenz $^2/_5$, d. h. es ist innerhalb dieser Blattstellung jedes Blatt von dem ihm vertikal zunächststehenden, um $^2/_5$ des Kreisumfanges (also um 144°) entfernt.

Sie konstatierten ferner, dass in der Natur am häufigsten Blattstellungsverhältnisse auftreten, welche der Reihe

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \cdot \frac{8}{21} \cdot \frac{13}{34} \cdot \ldots\ldots$$

entsprechen. Es ist dies die vielgenannte Hauptreihe, welche sich als Näherungswerte (Partialwerte) des Kettenbruches dar-

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots\ldots}}}}$$

stellt. Diese beiden Forscher zeigten aber auch, dass in der Natur auch noch andere Blattstellungswerte, freilich auffällig seltener, zu beobachten sind, die sich auch aus analog gebauten Kettenbrüchen ableiten, in welchen aber als Wert des ersten Nenners eine Zahl erscheint, welche größer als 2 ist..

Jeder der von Schimper und Braun nachgewiesenen oder angenommenen Blattstellungswerte stellt ein zum Stammumfang rationales Verhältnis dar, oder mit anderen Worten, sie kannten keine anderen als rationale Divergenzen.

Die ideale Verbindungslinie aller als Punkte angenommenen Blattorte entspricht einer Spirale (richtiger Schraubenlinie), welche sie Grundspirale genannt haben. Diese Grundspirale und andere innerhalb der Stellungsverhältnisse auftretenden Spiralen, die wir später als Parastichen noch näher kennen lernen werden, haben für die Beurteilung bezw. Berechnung der Divergenz eine große Bedeutung. Schimper und Braun haben dieselben zur Aufstellung von Hypothesen über die Entwickelung der Blattstellungen verwendet, welche sich nach dem übereinstimmenden Urteil der neueren Forscher als unrichtig herausgestellt haben. Man hat die Schimper-

1) Flora 1835, Ueber den Anteil Schimper's und Braun's an der Grundlegung der Blattstellung siehe weiter unten.

Braun'sche Lehre der Blattstellung als „Spiraltheorie" bezeichnet: rücksichtlich der Feststellung als Blattstellungswerte ist diese Theorie — innerhalb bestimmter, weiter unten zu betrachtender Grenzen — richtig, rücksichtlich der Erklärung des Zustandekommens der Blattstellungen aber unrichtig.

Schimper und Braun kannten also, wie ich schon oben darlegte, nur rationale Divergenzen. Nach dieser ihrer Auffassung müssen bei einer genügend großen Zahl von längs der Achse angeordneten Blättern bestimmte Blattorte genau über anderen tiefer am Stamme situierten Blättern zu stehen kommen. Bei $^1/_2$ steht das 3., bei $^2/_5$ das 6., bei $^3/_8$ das 9. . . . . . bei $\frac{m}{m+n}$ das $m+n+1$ Blatt über dem ersten. Dadurch kommen Gruppen von 2, 3, 5 . . . . . $m+n$ Blättern zu stande, welche am Stamme sich wiederholen, und die man als Cyclen bezeichnet hat. In jedem Cyclus von 2, 3, 5, 8 . . . . . $m+n$ Blättern umfasst die Schraubenlinie, welche durch alle Blattorte hindurchgeht (die sogenannte Grundspirale), 1, 2, 3, 5 . . . . . m volle, in der Projektion je 360° umfassende Windungen. Man kann also, ohne eine Winkelmessung vornehmen zu müssen, aus der im Cyclus vorkommenden Zahl der Blätter und aus der Zahl der innerhalb der Cyclen auftretenden vollen Schraubenwindungen der Grundspirale die Divergenz ohne weiters ableiten, indem man die Zahl der Windungen als Zähler, die Blätterzahl im Cyclen als Nenner eines Bruches annimmt, welcher direkt die Divergenz, bezogen auf den Stammumfang $= 1$, angiebt. Diese höchst einfache Ableitung der Divergenz bildet ein ungemein klares und leicht verständliches Hauptresultat der Schimper-Braun'schen Lehre. Aber diese leicht durchführbare Ableitung der Divergenz ist nur in jenen einfachen Fällen anwendbar, wenn niedere Stellungsverhältnisse vorliegen. Bei dem Auftreten höherer Werte, insbesondere bei dichter Blattanordnung, lässt diese einfache Methode im Stich. Doch auch hiefür haben die genannten Forscher, insbesondere Braun, genaue Methoden zur Ermittelung der Divergenzen angegeben, die ich aber nur insoferne berühren will, als es mir zum Verständnis meiner späteren Darlegungen erforderlich erscheint.

Es bilden, wie ohne weiteres einzusehen, bei jedem Stellungsverhältnisse die Blätter so viele gerade Reihen (Orthostichen) als Blätter im Cyclus enthalten sind. Die durch die Divergenzen charakterisierten Anordnungen der Blätter bedingen aber auch noch andere Symmetrieverhältnisse; insbesondere bilden die Blattorte auch bestimmte untereinander parallele in bestimmter Zahl vorhandene Schrägzeilen; es sind dies die schon oben mehrmals genannten Parastichen. So treten z. B. bei $^8/_{21}$ 21 Orthostichen und Parastichen auf, die aus je 2, 3, 5, 8 und 13 untereinander

parallelen Blattreihen bestehen, welche desto steiler ansteigen, je höher die Zahl ist, welche die untereinander parallelen Schrägzeilen beziffert. Wie man aus der Zahl der beiden steilsten Parastichensysteme (in unserem Beispiel 8 und 13) die Divergenz ableiten kann, ist wohl ohne nähere Erklärung ersichtlich.

Die Ableitung der Divergenzen aus der Blätterzahl des Cyclus und aus den Windungszahlen der Grundspirale eines Cyclus, beziehungsweise aus der Zahl der Parastichen, ferner die Auffindung der Divergenzreihen, insbesondere der Hauptreihe bilden den als brauchbar erkannten Kern der Schimper-Braun'schen Blattstellungslehre.

Die auffälligen geometrischen Eigentümlichkeiten der „Blattstellungen" haben sehr merkwürdig erscheinende Beziehungen der Blätter- und Schraubenwindungszahlen und der die Ortho- und Parastichen beziffernden Werte im Gefolge, die aber alle nur die Konsequenz eines einzigen höchst einfachen geometrischen Verhältnisses bilden, auf welche ich später zurückzukommen haben werde. Aber auf Braun und seine Anhänger haben diese an sich höchst einfachen mathematischen Verhältnisse wegen der sich ergebenden auffälligen Zahlenbeziehungen und wegen der dem Nichtmathematiker „geheimnisvoll" erscheinenden Zahlenverhältnisse der Schraubenwindungen der Grundspirale, der Ortho- und Parastichen einen so fascinierenden Eindruck gemacht, dass sie diesen für den Mathematiker sehr durchsichtigen Relationen ein viel zu weit gehendes empirisches Studium widmeten und durch Verquickung des geometrischen Problems mit einer thatsächlich nicht begründeten entwickelungsgeschichtlichen Hypothese den Wert ihrer anfangs angestaunten, später aber wieder mit Unrecht sehr geringschätzig behandelten Lehre sehr verringerten[1]).

1) Es wird nicht selten Alex. Braun als der Begründer der Blattstellungslehre hingestellt (s. z. B. A. Zeising, Neue Lehre von den Proportionen etc. Proportionaler Bau der Pflanzen in der Blattstellung, p. 360—380, Leipzig 1854), gewöhnlich werden indes, wie es oben geschehen, Schimper und Braun als diejenigen bezeichnet, die in gleichem Maße den Grund zu dieser Lehre gelegt haben. Bei strenger Würdigung der Verdienste beider kommt man aber zu dem Resultate, dass die heute als brauchbar anerkannten Elemente der Blattstellungslehre fast ausschließlich dem Scharfblick Schimper's zu danken sind.

Eigentümliche, in der Publikationsform begründete Verhältnisse haben den richtigen Sachverhalt, doch ohne jedes Verschulden Braun's, zu seinem Gunsten verschoben. Schimper hat eigentlich nur einmal, in kurzer Zusammenfassung, und man kann wohl sagen nur gelegentlich, seine Beobachtungen und seine Gedanken über Blattstellung veröffentlicht. Diese Publikation („Beschreibung des *Symphytum Zeyheris*") erfolgte im Januar 1830 in Geiger's Magazin für Pharmacie (Bd. 28). Eine von Hoppe vorgenommene, auf angebliche Verschiedenheiten in der Blattanordnung begründete Unterscheidung zweier *Symphytum*-Arten bildete die Veranlassung zu Schimper's bedeutungsvollen Untersuchungen über Blatt-

Einige Jahre nachher haben L. et A. Bravais[1]) das Blattstellungsproblem neuerdings in die Hand genommen und in zwei von mathematischem Geist durchdrungenen Abhandlungen die Frage der regulären Blattstellungen geklärt, indem sie neben den schon von Schimper und Braun konstatierten rationalen Divergenzen das außerordentlich häufige Vorkommen von irrationalen Divergenzen nachwiesen, welche sich theoretisch als Summe der jeweiligen schon von den beiden zuletzt genannten Forschern nachgewiesenen Kettenbrüchen darstellten. Für die in der Natur am häufigsten vorkommende Stellungsreihe (Hauptreihe) $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \cdot \ldots\ldots$ ist diese Summe $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$.[2])

stellungen. Etwa ein Jahr später veröffentlichte Al. Braun seine berühmt gewordene Abhandlung, „Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen“ in den Verhandlungen der Karol. Leop. Akademie der Naturforscher (Halle 1831). Es ist dies eine 207 Quartseiten umfassende, von 34 Tafeln begleitete Abhandlung, welche aber doch im wesentlichen auf den Beobachtungen und Gedanken Schimper's beruht. Denn die Begriffe Divergenz, Cyclus, Grundspirale, Parastichen („falsche Spiralen“) und Orthostichen würden schon von Schimper aufgestellt; auch hat er nicht nur die Divergenzreihen nachgewiesen, sondern bereits die „Hauptreihe“ festgestellt und deren weite Verbreitung dargelegt.

Schimper hielt allerdings bei der 12. Deutschen Naturforscherversammlung in Stuttgart (1834) ausführliche Vorträge über seine Blattstellungslehre; trotz vielfacher Aufforderung kam er aber nicht dazu, diese Vorträge zu veröffentlichen. Dies geschah vielmehr, im Einvernehmen mit dem Vortragenden durch Al. Braun, welcher aber in seiner Publikation (Flora 1835) Schimper's Vortrag durch eigene Beobachtungen und selbständige Darlegungen, im Interesse eines allgemeinen Verständnisses, ergänzte. Ohne Schimper's Zustimmung erschien im Jahre 1835 in Heidelberg seine 5 Jahre früher veröffentlichte Abhandlung über *Symphytum Zeyheri*. Für den Nichteingeweihten war Braun's oben genannte Abhandlung 4 Jahre vor Schimper's Abhandlung erschienen, während sie faktisch 1 Jahr nach der zuletzt genannten Arbeit veröffentlicht wurde. Dieser Umstand erklärt es, dass von manchen Seiten Al. Braun als der eigentliche Begründer der Blattstellungslehre angesehen wurde. Thatsächlich besteht sein Verdienst in dieser Sache hauptsächlich in der klaren und übersichtlichen Darstellung der Schimper'schen Beobachtungen und Auffassungen aber auch in einer reichen Exemplifikation der im Pflanzenreiche auftretenden regulären Blattstellungsformen. Nachdem die späte Wiederveröffentlichung der Schimper'schen Abhandlung zu vielen Missverständnissen in Betreff der Entdeckung der Blattstellung Anlass gegeben, hat Braun (Flora 1835, Bd. II) in einer besonderen Erklärung Schimper's Priorität ausdrücklich anerkannt, insbesondere durch die Aeußerung (l. c. p. 746), „dass die Auffindung aller Hauptblattstellungsgesetze und die Vereinigung derselben in ein vollendetes System ganz Schimper's Werk ist“.

1) Disposition des feuilles curvisériées etc. Annales des Sciences naturelles. Ser. 2, T. VII (1837). Deutsche Uebersetzung von Walpers, Breslau 1839.

2) L. et A. Bravais haben in ihrer oben citierten Abhandlung die Ableitung dieses irrationalen Grenzwertes nicht gegeben. Zum allgemeinen Verständnis dieses Wertes habe ich denselben in meiner Abhandlung „Ueber rationale und irrationale Divergenzen“ (Flora 1875) aus dem Kettenbruche durch Aufstellung einer einfachen

Ich reflektiere hier auf die Bravais'schen Untersuchungen nur insoweit, als sie die „regulären Blattstellungen“ betreffen; auf die Studien dieser Forscher über die Symmetrieverhältnisse der Blütenstände hier einzugehen habe ich keine Veranlassung. Nur möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass sie eine geistreiche Hypothese über Wirtelstellungen von Laubblättern aufgestellt haben, der freilich keine allgemeine Gültigkeit zukommt, da zahlreiche Formen von Wirtelbildungen in der Laubregion des Stammes eine anderweitige, thatsächlich begründete Erklärung gefunden haben[1]).

Den wesentlichen Inhalt der Lehre von den regulären Blattstellungen habe ich[2]) dahin zusammengefasst, dass alle in der Natur vorkommenden und überhaupt alle denkbaren „regulären Blattstellungen“ einfach auf der Aequidistanz der Blattorte beruhen, diese Blattstellungen also mit vollem Rechte als „reguläre“ von allen anderen Blattanordnungen zu scheiden sind. Zeichnet man auf einen Cylinder eine beliebige Schraubenlinie und trägt man in dieselbe irgend eine beliebige Divergenz ein, so erhält man ein „Stellungsverhältnis“ mit allen seinen so merkwürdig erscheinenden geometrischen und arithmetrischen Eigentümlichkeiten. All die dem Nichtmathematiker so „geheimnisvoll“ anmutenden rekurrenten Stellungsreihen und figurierten Zahlen und andere geometrische Eigentümlichkeiten (z. B. auch der regelmäßige Zeichenwechsel, welcher sich in der Richtung der Grundspirale und der aufeinanderfolgenden Parastichen ausspricht) beruhen ausschließlich auf dem genannten, höchst einfachen Verhältnis der Aequidistanz der Blattorte.

So weit ist also an den „regulären“ Blattstellungen nichts besonders merkwürdiges, ich betone nochmals: trotz des „Geheimnisvollen“, aller denselben anhaftenden, den Nichtmathematiker förmlich fascinierenden numerischen und geometrischen Eigentümlichkeiten. Merkwürdig ist nur, wie ich dies einmal früher schon betonte, dass die häufigste der diese Stellungen beziffernden Divergenzreihen, die sogenannte Hauptreihe, unter den unendlich vielen möglichen gerade die denkbar einfachste ist[3]).

---

quadratischen Gleichung abgeleitet. Dort zeigte ich auch, dass als allgemeiner Ausdruck für alle denkbaren irrationalen Divergenzen sich der Bruch $\frac{2z - \sqrt{5} - 1}{2(z^2 - z - 1)}$ darstellt.

1) So habe ich beispielsweise gezeigt, dass die Wirtel der ternifoliaten Gardenien durch habituelle Anisophyllie gegenständiger Blätter zu stande kommen. Sitzgsber. der Wiener Akademie d. Wiss. Bd. CIII (1894).

2) Flora l. c. p. 115, 139 ff.

3) Flora l. c., p. 142.

Bezeichnet nämlich

$$\cfrac{1}{z+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cdots}}}}$$

den allgemeinen Ausdruck für alle denkbaren regulären Stellungsreihen bezw. Stellungsverhältnisse, so wählte die Natur, wenn ich mich so ausdrücken darf, für den variablen Wert z den denkbar einfachsten Wert, nämlich 1 oder was in unserem Falle dasselbe ist, 2[1]).

Die gewöhnliche, in der Natur so ungemein verbreitete Stellungsreihe (Hauptreihe) trägt eine mathematische Eigentümlichkeit an sich, welche allen anderen vollständig abgeht und sowohl als Ausdruck höchster Einfachheit der Mittel, mit welchem der lebende Organismus operiert, angesehen werden muss, als auch wenn ich so sagen darf, den mathematischen Beweis erbringt, dass der irrationale Divergenzwert $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$, wie er unter den regulären Blattstellungsformen der häufigste, so auch der zweckmäßigste ist.

Diese mathematische Eigentümlichkeit der gewöhnlichen Divergenzreihe $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2}{5} \cdot \frac{3}{8} \cdot \frac{5}{13} \ldots\ldots$ besteht darin, dass der Komplementärbogen der Divergenzen, also jener Bogen, welcher die Divergenz zu 360° ergänzt, derselbe, welcher aus dem allgemeinen Kettenbruch unmittelbar hervorgeht, wenn man $z = 1$ setzt, sich desto genauer als mittlere geometrische Proportionale zwischen der einfachen Divergenz und der Einheit, dem ganzen Stammumfange, zu erkennen giebt, je höher das Stellungsverhältnis ist und den Wert 1 geradezu erreicht, wenn die Divergenz $= \frac{3-\sqrt{5}}{2}$ geworden ist.

Es ist nichts leichter, als sich von der Richtigkeit dieses Sachverhaltes zu überzeugen. Bedeutet $\frac{m}{m+n}$ irgend ein beliebiges Stellungsverhältnis, so ist $\frac{n}{m+n}$ der Ergänzungsbogen zu 1, wie man ja sofort erkennt, denn es ist $\frac{m}{m+n} + \frac{n}{m+n} = 1$. In der Proportion $\frac{m}{m+n} : \frac{n}{m+n} = \frac{n}{m+n} : x$ ist $\frac{n}{m+n}$ die mittlere geo-

1) Indem man die Werte $z = 1$ und $z = 2$ in die Kette einsetzt, so erhält man zwei Divergenzreihen, deren Glieder die gleichen Divergenzen ausdrücken, aber sich zur Einheit ergänzen, z. B. $^1/_3$ und $^2/_3$, oder $^2/_5$ und $^3/_5$ etc.

metrische Proportionale. Setzt man nun in dieser Proportion statt m und n der Reihe nach die Werte 1, 2, 3, 5, 8 ..... so erhält man für x eine desto größere Annäherung an die Einheit, je höher die Werte für m und n genommen werden, und die Annäherung erfolgt in der Weise, dass x abwechselnd größer und kleiner als 1 wird.

Man erhält nämlich für

$$\frac{1}{2} \ldots\ldots\ldots\ldots x = \frac{1}{2}$$
$$\frac{1}{3} \ldots\ldots\ldots\ldots x = \frac{4}{3}$$
$$\frac{2}{5} \ldots\ldots\ldots\ldots x = \frac{9}{10}$$
$$\frac{3}{8} \ldots\ldots\ldots\ldots x = \frac{25}{24}$$
$$\frac{5}{13} \ldots\ldots\ldots\ldots x = \frac{64}{65}$$
$$\vdots \qquad\qquad\qquad \vdots$$
$$\frac{3-\sqrt{5}}{2} \ldots\ldots\ldots x = 1$$

Die irrationale Divergenz $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ folgt also genau dem bekannten goldenen Schnitt der Geometrie; alle anderen Divergenzen der Hauptreihe bilden nur Annäherungen, die aber, wie die eben vorgeführte Zahlenzusammenstellung lehrt, desto genauer sind, je höher sich der Stellungswert beziffert[1]).

Den Stellungsverhältnissen der Hauptreihe kommt eine hohe oekologische Bedeutung zu; sie zeichnen sich nämlich vor denen aller übrigen Reihen dadurch aus, dass durch dieselbe mit der kleinsten Zahl von Blättern eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Blätter an der Achse erreicht wird[2]). Die Konsequenz, welche dieser

---

1) Weder Schimper noch Braun erkannten in den Divergenzen der Hauptreihe Annäherungen an den goldenen Schnitt; die vollkommene Realisierung musste ihnen wohl verborgen bleiben, da sie den irrationalen Grenzwert der Hauptreihe nicht kannten. Die erste Erwähnung der Beziehung des goldenen Schnittes zu der Blattstellung finde ich bei L. et A. Bravais. In der oben genannten Uebersetzung heißt es p. 64, dass die irrationale Divergenz nichts anderes ist, als der kleine Abschnitt des Stengelumfanges, welcher im mittleren und äußeren Verhältnis geteilt ist (partagée en moyenne et extrème raison). Später hat sich Zeising in dem oben genannten Buche, ferner in der Schrift, „das Normalverhältnis der chemischen und morphologischen Proportionen“ (Leipzig 1856) eingehend mit dem Nachweis des goldenen Schnittes in der Blattstellung beschäftigt. Zeising's Werke wurden von Fechner (Experimentale Aesthetik, Leipzig 1871) kritisiert. Inwieweit Fechner von Zeising abweicht, soll hier nicht erörtert werden; es genüge, dass sich beide Forscher in Betreff der Realisierung des goldenen Schnittes im Blattstellungsgesetze in Uebereinstimmung befinden. Zuletzt hat F. X. Pfeifer in seiner Schrift „Der goldene Schnitt und dessen Erscheinungsformen in Mathematik, Natur und Kunst“ (München 1885) die Bedeutung des goldenen Schnittes für die Blattstellungslehre eingehend abgehandelt.

2) Wiesner, in Flora l. c. p. 142.

Verteilungsmodus rücksichtlich der Ausnützung des Raumes der gleichmäßigen Belastung und wenigstens in Hinsicht auf den vertikalen Stamm auch rücksichtlich der Beleuchtung mit sich bringt, leuchtet wohl ein.

Für diejenigen, welchen die hier betonte Zweckmäßigkeit nicht einleuchten sollte, möchte ich hier folgende Erläuterung einschalten. Ist die gewöhnliche Divergenzreihe realisiert, so reichen bei dem niedrigsten Gliede ($^1/_2$) schon zwei Blätter hin, um den Raum gleichmäßig auszunützen und den Stamm gleichmäßig zu belasten. Bei allen höheren Werten von z ist schon eine größere Zahl von Blättern hierzu erforderlich. Wäre z = 100, also das erste Glied der entsprechenden Divergenzreihe = $^1/_{100}$, so würden die genannten Zwecke erst mit der Bildung des hundertsten Blattes erreicht sein u. s. w.

Als ich die in die Augen springende Zweckmäßigkeit der regulären Blattstellungen gelegentlich meiner kleinen Studie über rationale und irrationale Divergenzen betonte, habe ich bereits hervorgehoben, dass reguläre Blattstellungen an Laubsprossen die Regel bilden, was mit Berücksichtigung des Umstandes, dass gerade die Laubblätter so angeordnet sein müssen, um möglichst günstigen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt zu sein, vom biologischen Standpunkte betrachtet, sehr einleuchtet.

Aehnliche, aber durchaus auch nur gelegentlich vorgebrachte Aeußerungen über biologische Verhältnisse der (regulären) Blattstellungen sind auch von anderen Autoren gemacht worden.

So ziemlich alles, was in dieser Richtung bis auf die neueste Zeit veröffentlicht wurde, ist jüngsthin von H. Winkler in seiner bereits oben genannten Abhandlung zusammengestellt worden.

Der Autor beginnt mit der von mir geäußerten, eben mitgeteilten Ansicht über die biologische Bedeutung der (regulären) Blattstellungen und fügt bei, dass sich im wesentlichen die Anschauungen von Chauncey Wright[1]), C. de Candolle[2]) und Hanstein[3]) mit der von mir ausgesprochenen decken.

Sodann erwähnt Winkler noch die folgenden, von Kerner und Delpino herrührenden biologischen Bemerkungen über Blattstellungen.

Kerner[4]) stellt eine Beziehung zwischen der Breite der Laubblätter und der Höhe des Stellungsverhältnisses fest und findet die Zahl der Orthostichen umso größer, je schmäler die Blätter

---

1) Mem. of the Americ. Acad. of Science, Cambridge 1873.

2) C. de Candolle, Considération sur l'étude de la phyllotaxie. Genf, Basel, Lyon 1881.

3) Hanstein, Beiträge zur allg. Morphologie. Bonn 1882.

4) Pflanzenleben I, 2. Aufl. (1896).

sind, was auf eine vorteilhafte Ausnützung des Lichtes hinweist. Er sieht die Ursache dieser Korrelation in der spezifischen Konstitution des Protoplasma. (Schluss folgt.)

Félix Plateau: Observations sur les Erreurs commises par les Hymenoptères visitant les fleurs [1]).

In einer Abhandlung aus dem Jahre 1899, betitelt: La vision chez *l'Anthidium manicatum* L.[2]), hatte der Verfasser u. a. auf die auffallend große Zahl von „Versehen“ aufmerksam gemacht, die sowohl von Männchen als auch von Weibchen dieser Hymenopterenart bei dem Besuch der Blüten von *Salvia Horminum* L. dadurch begangen wurden, dass sie auch geschlossene Knospen und ganz verwelkte Blüten, sowie kurz vorher ausgeraubte Blüten zu wiederholten Malen besuchten und ihren Irrtum erst bemerkten, nachdem sie den für sie wertlosen Gegenstand angeflogen hatten.

Plateau glaubte diese in einem besonderen Falle so stark hervortretende Erscheinung als einen gewichtigen Gegenbeweis gegen die vielfach vertretene Ansicht in Anspruch nehmen zu dürfen, dass die Hymenopteren sich durch ein besonders scharfes Sehvermögen auszeichnen. Denn in diesem Falle spricht, wie er besonders hervorhebt, die große Zahl der in verhältnismäßig kurzer Zeit begangenen Irrtümer viel beredter für das Fehlen der Fähigkeit, Gegenstände deutlich zu erkennen, als die Art der Versehen. Wäre das Sehvermögen des Insekts dem unsern einigermaßen ähnlich, so würden Verwechslungen von vollen Blüten mit Knospen oder verwelkten Blüten, die bei der geringsten Berührung durch das Tier mit diesem zu Boden fallen, sicher nicht häufig vorkommen.

Demgegenüber hat Dr. Ch. Schröder in seiner Arbeit: „Experimentelle Studien über Blütenbesuch, besonders der *Syritta pipiens* L.“[3]) Beobachtungen veröffentlicht, welche in einem gewissen Widerspruch stehen mit den Befunden und Ansichten Plateau's.

Schröder hat nämlich am 23. September 1900 achtmal das Verhalten der Hausbiene bei dem Besuch der Blüten von *Scorzonera hispanica* L. beobachtet und festgestellt, dass sich die Hausbienen, während sie hintereinander je 6—23 Blütenkörbchen absuchten, nicht ein einziges derartiges Versehen zu Schulden kommen ließen, wie sie Plateau bei *Anthidium* beschreibt. Durch keine ihrer Bewegungen deuteten sie an, dass sie über den wahren Zustand einer von ihnen besuchten Blüte zeitweilig im unklaren waren.

---

1) Annales de la Société entomologique de Belgique, tome XLVI, 1902, p. 113—129.

2) Annales de la Société entomologique de Belgique, tome XLIII, 1899, p. 452 und Cinquantenaire de la Société de Biologie, vol. jubilaire, p. 235, Paris 1899.

3) Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, Bd. 6, nº 12, p. 181, 1901.

Schröder nimmt deshalb Veranlassung, ohne Plateau's Beobachtungen als fehlerhaft zu verwerfen —, diesem den Einwurf zu machen, dass vereinzelte Befunde noch nicht genügen, um ein allgemeines Urteil darauf zu gründen, und dass bei den Insekten sehr gut spezifische, selbst individuelle Unterschiede in der Leistungsfähigkeit des Seh- und Geruchsorganes vorkommen dürften.

Da somit vorläufig nur zwei vereinzelte Beobachtungen vorlagen, die eine über *Anthidium*, die andere über *Apis mellifica*, so nahm Plateau im August 1901 nochmals Gelegenheit, fast täglich Beobachtungen verschiedener Hymenopteren vorzunehmen, um sich zu vergewissern, ob die von *Anthidium* begangenen Irrtümer nur dieser einen Art eigen seien oder auch bei anderen Hymenopteren, namentlich bei der Hausbiene vorkämen.

Plateau beobachtete abwechselnd bald in seinem eigenen, bald in dem alten, demnächst eingehenden Botanischen Garten zu Gent, welcher in der Luftlinie $2^1/_2$ km von dem ersteren entfernt lag. Damit war ziemlich sicher gestellt, dass die Beobachtungen sich auch auf Individuen aus verschiedenen Kolonien bezogen.

Die Ergebnisse dieser mühsamen Beobachtungen finden wir in einer 13 Seiten umfassenden Tabelle in der Weise verzeichnet, dass in der ersten Spalte das Datum, in der zweiten die Dauer der Beobachtung, in der dritten der Name der besuchten Pflanze, in der vierten derjenige des Insekts, in der fünften die Art der begangenen Irrtümer angegeben wird. Eine sechste Spalte dient für besondere Bemerkungen.

Es wurden an 22 Tagen in ungefähr 382 Minuten, d. h. weniger als $6^1/_2$ Stunden, im ganzen 107 Individuen beobachtet; und zwar von *Apis mellifica* 46, von *Bombus hortorum* 39, von *Bombus Muscorum* 14, von *Bombus lapidarius* 2, von *Odynerus quadratus* 4, von *Megachile centuncularis* und *Ericetorum* je 1 Individuum.

Diese begingen in dieser Zeit zusammen 186 Irrtümer; und zwar sämtliche *Apis mellifica* 87, sämtliche *Bombus hortorum* 60, die *Bombus Muscorum* 31, alle übrigen Individuen je einen Irrtum.

Die Irrtümer bestanden darin, dass die Insekten die frischen, aufgeschlossenen Blüten verfehlten und sich auf Knospen, Früchte, verwelkte oder soeben erst ausgebeutete Blüten setzten, um ihnen Nahrung zu entnehmen, oder doch wenigstens vor derartigen Gegenständen zuerst eine große Unschlüssigkeit zur Schau trugen, ob sie hinfliegen sollten oder nicht.

Die von den Insekten besuchten Pflanzen gehörten 37 Arten aus 19 Familien an.

Das Ergebnis der in dieser Tabelle aufgezeichneten Beobachtungen, die im einzelnen noch manches interessante Moment darbieten, fällt, wie man sieht, bedeutend anders aus, als man es nach den Erfahrungen Schröder's in Bezug auf *Apis mellifica* hätte erwarten sollen. Die in der Tabelle aufgeführten Irrtümer waren, wie Plateau hervorhebt, auch genau derselben Art wie die von ihm früher bei *Anthidium* beobachteten.

Plateau sieht sich demzufolge in seiner Ansicht bestärkt, dass jedenfalls alle bei der Blütenbestäubung eine Rolle spielenden Hautflügler solchen Irrtümern bei ihrer Arbeit unterworfen sind, woraus natürlich folgt, dass ihr Sehvermögen nicht die gewöhnlich vorausgesetzte Schärfe hat. **Miltz.** [19]

Ueber den graduellen Unterschied der Duft- und Farbenanlockung bei einigen verschiedenen Insekten.

Vorläufige Mitteilung.

Von Eugen Andreae, stud. rer. nat. in Jena.

Aus den meisten Publikationen (1895—1902) des Herrn Prof. Plateau in Gent ist zu ersehen, dass derselbe einen Farbensinn der Insekten in Abrede stellt, ihnen aber einen um so größeren Geruchsinn beilegt. Meine im Laufe des Frühjahrs und Sommers angestellten Versuche und Beobachtungen, zwingen mich jedoch hinsichtlich der Frage: „Wie locken die Blumen die Insekten an," anders zu schließen, als der Genter Gelehrte es gethan hat. Vor allem muss man, um dem Sachverhalte näher zu rücken, biologisch niedere und hochorganisierte Insekten unterscheiden. Jene sind charakterisiert durch einen beständig sich ändernden oder kurzen Flug, der veranlasst wird durch einen labilen, von den Atmosphärilien abhängigen Duft; diese hingegen richten sich nach einem stabilen farbenprächtigen Gegenstande und sind daher vorwiegend durch einen direkten Flug gekennzeichnet. Daraus ergiebt sich, dass die niederen Insekten auf Entfernungen hin vom Dufte, in der Nähe aber von den Farben angelockt werden, und dieses Verhältnis ist ein reziprokes bei den höher entwickelten Insekten. Die flügellosen Hexapoden sind fast farbenblind (*Formicidae*) und werden lediglich durch den Spürsinn geleitet (*Siphonaptera*). Vertreter der ersten Gruppe sind a. ex. die Sphingiden (*Sphinx convolvuli*). Unter den Dipteren sind es die Limmobiiden (Schnacken) und die *Culicidae* oder Stechmücken. Unter den Koleopteren sind es die Geotrupiden und Scarabaeen, unter den Hymenopteren die niederen Bienen (*Prosopis Anthrena*). Vertreter der zweiten Gruppe sind die hochentwickelten Apiden wie *Apis*, *Osmia*, *Anthophora*, *Anthidium Bombus*, unter den hochentwickelten Dipteren *Bombilius*. Dem entsprechend sind die farbenprächtigen Blüten und die Blütenstände wenig riechender exponierter Pflanzen, als Kompositen, Labiaten, Papilionaceen diesen höheren Insekten angepasst. Die stark duftenden (Wald-) und Nachtpflanzen ohne Kontrastfarben jedoch für die niederen Insekten. Meine Schrift, die diese Verhältnisse näher erläutert, wird im Laufe dieses Jahres erscheinen. [23]

Beitrag zum Studium des Fluges der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie.

Von
Robert von Lendenfeld.

Zu den wichtigsten Hilfsmitteln des Studiums der Bewegung der Tiere gehört die Anfertigung von Serien von Momentphotographien aufeinanderfolgender Bewegungsphasen, wie solche zuerst von Marey und Muybridge hergestellt worden sind. Die Versuche, diese chrono- und kinematographischen Methoden auf das Studium des Fluges der gut fliegenden, ihre Flügel rasch bewegenden Insekten, der Dipteren, Hymenopteren, Sphingiden etc. anzuwenden, haben jedoch bisher keine wirklich wissenschaftlich brauchbaren Resultate geliefert, weil bei diesen Methoden die Zeitintervalle zwischen aufeinanderfolgenden Aufnahmen viel zu lang sind; dieselben betragen z. B. bei den von Marey 1894[1]) und Packard 1898[2]) veröffentlichten, kinematographischen Insektenaufnahmen $^1/_{20}$ Sekunde. Da nun die genannten Insekten 100 bis 300 und noch mehr Flügelschläge in der Sekunde machen, so sind die Bilder solcher Serien verschiedenen Flügelschlägen entnommen und nichts anderes als gewöhnliche, voneinander unabhängige und nicht aus einander hervorgehende Stellungen darstellende Momentbilder, wie ich selbst[3]) solche schon 1880 hergestellt habe.

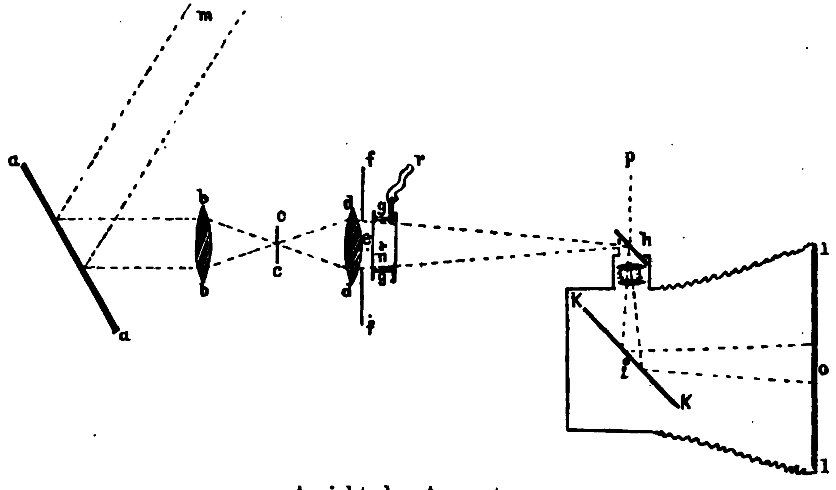
Einen wirklich befriedigenden Aufschluss über die Art der Flügelbewegung kann man mit Hilfe der Photographie nur dann erhalten, wenn eine Reihe von aufeinanderfolgenden Phasen der Flügelbewegung eines und desselben Flügelschlages dargestellt werden. Um eine solche Reihe herzustellen, muss man, da, wie oben erwähnt, diese Insekten 100 bis 300 und mehr Flügelschläge in der Sekunde machen, die Zeitintervalle zwischen aufeinanderfolgenden Aufnahmen auf $^1/_{1500}$ bis $^1/_{2500}$ Sekunde herabsetzen. Es ist mir nun nach längeren Versuchen gelungen, einen Apparat zusammenzustellen, mit welchem Serien von Momentaufnahmen mit derartig kurzen Intervallen hergestellt werden können.

Die Konstruktion dieses Apparates ist aus der umstehenden Skizze (Fig. 1) ersichtlich. Direktes Sonnenlicht (*m*) wird durch den Heliostatspiegel (*a*) auf die große Bikonvexlinse (*b*) geworfen. Hinter dieser Linse ist eine 36 cm im Durchmesser haltende Scheibe mit 50 äquidistanten, 3 cm langen und distal $^1/_2$ mm breiten, innerhalb des Randes eingeschnittenen Radialspalten senkrecht zur optischen Achse jener Linse (*b*) derart angebracht, dass der Brennpunkt derselben bei (*c*) auf die marginale Spaltenzone dieser Scheibe auffällt. Die

1) Marey, Le Mouvement, Paris 1894, p. 250.
2) Packard, Textbook of Entomology, New-York 1898, p. 151.
3) Sitzber. Akad. Wien, Bd. 83, p. 355.

Scheibe wird mit Hilfe einer Transmission in Bewegung gesetzt und kann auf eine Geschwindigkeit von 50 Umdrehungen in der Sekunde und noch mehr gebracht werden; — bei einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 50 in der Sekunde werden (in der Sekunde) 2500 Lichtblitze die Scheibe passieren; bei weniger rascher Drehung weniger. Würde die Scheibe nur einmal in der Sekunde gedreht, so würden 50 Lichtblitze in der Sekunde erzeugt werden. Hinter dieser Scheibe ist eine zweite, große Bikonvexlinse (*d*) mit etwas kleinerer Brennweite als die erste angebracht, welche die hinter (*c*) divergierenden Strahlen wieder sammelt und in einiger Entfernung nochmals vereinigt. Dicht hinter dieser Linse steht ein Schirm (*f*) mit einem kreisrunden Loch. Der Schirm hält die

Fig. 1.



Ansicht des Apparates.

Randstrahlen auf, während die mittleren durch das Loch hindurchtreten. Eine kurze Strecke hinter dem Schirm (*f*) befindet sich das zu photographierende Insekt. Dasselbe hier zum Fliegen zu bringen und gleichzeitig daran zu verhindern, sich von dieser Stelle zu entfernen, ist nicht leicht. Einige größere Formen, wie Tipuliden und Libelluliden kann man zwischen Daumen und Zeigfinger am Abdomen festhalten und durch leichten Druck dazu veranlassen, Flucht-Flugversuche zu machen. Besser ist es, das Insekt (*n*) in einem Kästchen (*g*) von entsprechender Größe, dessen vordere und rückwärtige Wand aus Spiegelglas bestehen, unterzubringen und mittelst Einleiten von Sauerstoff oder Dämpfen reizender Substanzen durch das Rohr (*r*), oder mittelst Erwärmen oder Schütteln des Kästchens zum Fliegen zu bringen. Diese Methode bewährt sich namentlich bei Musciden, Culiciden und *Bombus*.

An der Stelle (*h*), wo die Sonnenstrahlen zum zweiten Male konvergieren, ist ein, um die horizontale Achse (*p*) drehbarer Spiegel (Prisma) angebracht. Dieser schließt (in Mittelstellung) mit der optischen Achse des einfallenden Lichtkegels 45 Grad ein und reflektiert dieses Licht daher unter rechtem Winkel. Dicht am Spiegel liegt das Linsensystem (*i*) des photographischen Apparates. Das nun wieder divergierende Strahlenbüschel passiert diese Linsen und fällt dann auf einen zweiten, um die vertikale Achse (*g*) drehbaren Spiegel (*k*), von welchen es (in der Mittelstellung) ebenfalls unter rechtem Winkel zurück und auf das Negativ (*l*) geworfen wird, wo ein kreisrundes Sonnenbild entsteht, in welchem bei entsprechender Einstellung der scharfe Schattenriss des Insektes (*o*) liegt.

Je nach der Entfernung der Linse (*d*) vom ersten Strahlenkreuzungspunkt bei (*c*), liegt der zweite Kreuzungspunkt bei (*h*) näher oder entfernter, so dass man die Lage des letzteren und damit auch die Entfernung der Camera von dem zu photographierenden Insekte und die relative Größe des Bildes des letzteren innerhalb weiter Grenzen nach Belieben abändern kann. Ich habe die besten Resultate mit einer Verkleinerung von $^1/_2$ bis $^2/_3$ erzielt und die meisten Aufnahmen in diesem Maßstabe gemacht.

Um die zwischen aufeinanderfolgenden Aufnahmen liegenden Zeitintervalle zu bestimmen, habe ich oben an der Rückseite des Schirmes (*f*) einen ganz flachen Trichter angebracht, dessen Boden 459 mm über der optischen Achse des Lichtkegels liegt und von dem ein weites Glasrohr eine Strecke weit senkrecht herabzieht. Während des Photographierens werden Schrotkörner von gleicher und bekannter Größe durch diesen Trichter herabfallen gelassen. Auf dem Wege (von 459 mm) bis zur optischen Achse erlangen diese eine Fallgeschwindigkeit von 3 Metern in der Sekunde: — mit dieser durchfallen sie, dicht hinter dem zu photographierenden Insekt, bei (*e*) den Lichtkegel. Die aus dem Luftwiderstand sich ergebende Retardierung und die Beschleunigung während des Durchfallens des Lichtkegels sind so unbedeutend, dass man sie wohl vernachlässigen kann, ohne dadurch einen irgendwie störenden Fehler in die Intervallsberechnung hinein zu bringen.

Will man mit diesem Apparate Aufnahmen machen, so werden die Linsen (*b* und *d*) und die Camera entsprechend auf- und eingestellt und die Spiegel (*h*) und (*k*) in eine solche Lage gebracht, dass das kreisförmige Sonnenbild, welches je nach den Umständen $1^1/_2$ bis 5 cm im Durchmesser hält, auf die linke obere Ecke der Platte fällt, worauf man den Verschluss vor (*h*) schließt, die Kassette einschiebt und aufmacht. Nun wird der Scheibe die gewünschte Drehungsgeschwindigkeit gegeben, Schrot durch den Trichter herab-

fallen gelassen und das Insekt zum Fliegen gereizt. Sobald es zu fliegen beginnt, wird der Verschluss vor (*h*) geöffnet und der Spiegel (*k*) sehr rasch nach rechts gedreht, dann der Spiegel (*h*) um ein vorher bestimmtes, durch Einschnappen eines Zeigers in einem Einschnitt reguliertes Stück nach abwärts gedreht, hierauf der Spiegel (*k*) sehr rasch zurück nach links, der Spiegel (*h*) ein Stück nach abwärts, (*k*) wieder nach rechts bewegt und so fort, bis die ganze Platte bedeckt ist. Solcherart bringt man 4 bis 10 Reihen von je 20 bis 40 Aufnahmen auf eine Platte von 18 × 24 cm Größe.

Fig. 2.

←



[illegible] Expos. [illegible] Sek.
Interval [illegible] Sek.

Besonders wichtig ist es, den Spiegel (*k*) sehr rasch zu drehen, damit die einzelnen Aufnahmen nicht zu weit übereinander fallen. Damit nun die Bilder trotz dieser raschen Spiegeldrehung und Bildverschiebung auf der Platte nicht verzerrt werden, muss die Belichtung eine sehr kurze sein. Liegt der etwa 1 mm breite Brennpunkt der Linse [illegible] in der [illegible] mm von der Scheibenachse entfernt und ist der [illegible] mm [illegible], so wird die Dauer eines die Scheibe passierenden Lichtblitzes die Belichtungsdauer [illegible] Sekunde sein.

fallen gelassen und das Insekt zum Fliegen gereizt. Sobald es zu fliegen beginnt, wird der Verschluss vor (*h*) geöffnet und der Spiegel (*k*) sehr rasch nach rechts gedreht, dann der Spiegel (*h*) um ein vorher bestimmtes, durch Einschnappen eines Zeigers in einem Einschnitt reguliertes Stück nach abwärts gedreht, hierauf der Spiegel (*k*) sehr rasch zurück nach links, der Spiegel (*h*) ein Stück nach abwärts, (*k*) wieder nach rechts bewegt und so fort, bis die ganze Platte bedeckt ist. Solcherart bringt man 4 bis 10 Reihen von je 20 bis 40 Aufnahmen auf eine Platte von 18 × 24 cm Größe.

Fig. 2.

←



(2. 9. 1902. a.) *Tipula oleracea* L. Sonne. Rotationsspiegel. Expos. $^1/_{1000}$ Sek. Intervall $^1/_{40}$ Sek.

Besonders wichtig ist es, den Spiegel (*k*) recht rasch zu drehen, damit die einzelnen Aufnahmen nicht zu weit übereinander fallen. Damit nun die Bilder trotz dieser raschen Spiegeldrehung und Bildverschiebung auf der Platte nicht verzerrt werden, muss die Belichtung eine sehr kurze sein. Liegt der etwa 1 mm breite Brennpunkt der Linse (*b*) in der maginalen Spaltenzone 157 mm von der Scheibenachse entfernt und ist der Spalt (siehe oben) $^1/_2$ mm breit, so wird die Dauer eines die Scheibe passierenden Lichtblitzes, die Belichtungsdauer, folgende sein:



(17. 9. 02. a.) *Calliphora vomitoria* L. Sonne. I



(20. 9. 02. g.) *Calliphora vomitoria* L. Sonne. I



(21. 9. 02. a.) *Calliphora vomitoria* L. Sonne

Fig. 3.



ppelspiegel. Expos. $^1/_{20000}$ Sek. Intervalle $^1/_{2000}$ Sek.

Fig. 4.



ppelspiegel. Expos. $^1/_{40000}$ Sek. Intervalle $^1/_{2050}$ Sek.

Fig. 5.



Doppelspiegel. $^1/_{42000}$ Sek. Intervalle $^1/_{2150}$ Sek.

K. Bellmann phototyp.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Umdrehungen der Scheibe in 1 Sekunde	Volle Belichtung Sekunde	Belichtung überhaupt Sekunde	Wirksame Belichtung ungefähr Sekunde
50	$^1/_{100000}$	$^1/_{33000}$	$^1/_{50000}$
40	$^1/_{80000}$	$^1/_{27000}$	$^1/_{40000}$
30	$^1/_{60000}$	$^1/_{20000}$	$^1/_{30000}$

u. s. w. Ich habe noch bei 42 Umdrehungen der Scheibe in der Sekunde, d. i. also bei einer wirksamen Belichtung von ungefähr $^1/_{42000}$ Sekunde an hellen Tagen ganz brauchbare Bilder (Fig. 4—5) bekommen und es hat sich gezeigt, dass bei solchen Expositionszeiten durch die rasche Drehung des Spiegels (*k*) keinerlei Verzerrung der Bilder hervorgerufen wird.

Der Insektenbewegung selbst wegen ist eine derartige Kürze der Expositionszeit nicht notwendig: die Insekten kann man, auch bei schnellster Bewegung der Flügel, wie Marey[1]) schon 1891 gezeigt hat bei einer Expositionsdauer von $^1/_{25000}$ Sek. ganz scharf photographieren. Auf den Platten sieht man nach der Entwickelung horizontale Reihen von dunklen, je nach der relativen Geschwindigkeit der Spiegeldrehung mehr oder weniger übergreifenden Kreisen, in denen das fliegende Insekt und die vorüberfallenden Schrote hell erscheinen. Aus den Vertikalabständen der Schrotbilder in aufeinanderfolgenden Aufnahmen, dem aus dem Verhältnis der natürlichen Größe und der Bildgröße der Schrote sich ergebenden Maße der Verkleinerung, und aus der bekannten Bewegungs-(Fall-)Geschwindigkeit der Schrote an der Stelle von 3 m in der Sekunde (siehe oben), lässt sich die Länge des Zeitintervalls zwischen den aufeinanderfolgenden Aufnahmen leicht mit hinreichender Genauigkeit berechnen.

Ich habe bisher die besten Resultate mit Intervallen von $^1/_{2150}$ bis $^1/_{1600}$ Sekunden an *Calliphora vomitoria* erzielt. In den Figuren 2—5 (auf beiliegender Tafel) sind einige Serien von Bildern solcher fliegender Calliphoren dargestellt. Man sieht, dass in diesen Serien 10 bis 15 Phasen eines und desselben Flügelschlages dargestellt sind, sowie in einer der Figuren (4) auch ein fallendes Schrotkorn.

Zur Aufnahme von Serien mit längeren Zeitintervallen habe ich mich eines einfachen Rotationsspiegels bedient. Derselbe wird in derselben Stellung wie der Spiegel (*k*) beim Doppelspiegelapparate angebracht und ist unter einem Winkel von ungefähr 80 Grad an das Ende einer drehbaren, horizontalen Achse, welche mit dem ein-

---

1) Comptes Rendus Paris, Bd. 113, p. 15.

fallenden Licht und der Ebene des Negativs Winkel von 45 Grad einschließt, befestigt. Der Spiegel (*h*) entfällt und die konvergierenden Strahlen gelangen direkt zum Anastigmat. Im übrigen ist die Anordnung dieselbe wie beim Doppelspiegelapparat. Die Achse des Rotationsspiegels wird gedreht und damit auch das von dem (siehe oben) nicht senkrecht an ihrem Ende befestigten Spiegel reflektierte, auf das Negativ auffallende Bild. Sobald das Insekt Flugbewegungen macht, wird der Verschluss geöffnet, um nach einer Drehung des Spiegels wieder geschlossen zu werden. So erhält man hübsche Ringe von aufeinanderfolgenden Aufnahmen (vergleiche die Fig. 2). Diese Methode eignet sich jedoch nicht so gut zur Herstellung von Serien mit kurzen Intervallen, weil mit diesem Rotationsspiegel eine hinreichend rasche Bildverschiebung viel schwerer als mit der Doppelspiegeleinrichtung zu erreichen ist. [81]

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Fortsetzung.)

6. *Paussus cucullatus* Westw. (Fig. 7—14).

Eine Anzahl in Alkohol getöteter und später in Alkohol-Formol aufbewahrter Exemplare dieses Käfers, von Dr. Hans Brauns in der Kapkolonie bei *Pheidole megacephala* var. *punctulata* Mayr gesammelt, wurde zu Schnittserien verwandt.

Die äußeren Exsudatorgane dieses Paussiden sind sehr reich und mannigfaltig. Wir können vier Hauptregionen derselben unterscheiden (Fig. 7, *I—IV*). *I.* Ein dichter, halbkreisförmiger Kranz von dicken, gekrümten, roten Haarpinseln, der den Unterrand des Pygidiums umsäumt. *II.* Eine tiefe Mittelgrube (Exsudatgrube) des Prothorax hinter der Mittelfurche, welche den hinteren Prothoraxteil vom vorderen scheidet; in dieser Furche finden sich zu beiden Seiten gelbe Haarbüschel. *III.* Eine doppelte Stirnpore (Exsudatpore) auf dem Scheitel; die Oberseite des Kopfes ist ebenso wie der hochaufgerichtete Kragen des Prothorax mit feinen gelben Börstchen dicht besetzt. *IV.* Die Fühler sind oben tief becherförmig ausgehöhlt, die innere Seitenwand des Bechers tief gefurcht, die Oberwand stumpf gezähnt und mit kurzen Börstchen besetzt. Außerdem scheint aber auch die ganze übrige Körperoberfläche des *Paussus* an der Exsudatfunktion beteiligt, speziell die Flügeldecken.

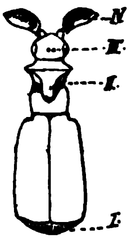
Anfangs glaubte ich das Fettgewebe von *Paussus* als das eigentliche Exsudatgewebe ansehen zu müssen. Bei näherer Untersuchung zeigte sich jedoch, dass gerade in den vorerwähnten vier

Exsudatregionen von *Paussus* als eigentliches und hauptsächliches Exsudatgewebe ein adipoides Drüsengewebe mächtig entwickelt ist. Entsprechend dem hohen geologischen Alter des echten Gastverhältnisses der Paussiden, die bereits im baltischen Bernstein sich finden, ist auch die funktionelle Differenzierung des Exsudatgewebes von *Paussus* eine sehr hochgradige.

I. Hinterleibsspitze.

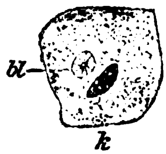
Unter dem halbkreisförmigen Wall von roten Haarpinseln am Pygidium von *Paussus cucullatus* (vgl. Fig. 7) mündet ein sehr reich entwickeltes System von Porenkanälen und von Bündeln feinerer Porenkanäle. Unter diesen halte ich die Bündel farbloser Porenkanälchen, die neben den Haarpinselreihen münden, sowie die zwischen der Borstenbasis der letzteren aufsteigenden äußerst feinen hellen Kanälchen für Ausführungsgänge des Exsudates. Die größeren mit einem gefärbten (erythrophilen) Epithel ausgekleideten Porenkanäle dagegen, welche direkt in die Basis der gelben Borsten führen oder zu derselben hin sich verzweigen, scheinen mir mit der Sinneszellenschicht der Hypodermis in Beziehung zu stehen; daher halte ich auch hier die rotgelben Exsudatborsten des Pygidiums für Sinnesborsten (Reizborsten), obwohl ich mich nur in wenigen Fällen von dem Eintritt eines Nervenfadens in den betreffenden Porenkanal überzeugen konnte. Andere, an der Basis breitere und ebenfalls mit einem färbbaren Epithel ausgekleidete Porenkanäle derselben Region verzweigen sich nach oben hin in ein feines Netz von Kanälchen; ob man in ihnen die Ausführungsgänge von Hautdrüsen oder aber nervöse Endapparate zu sehen hat, ist mir nicht klar geworden.

Fig. 7.



Exsudatregionen von *Paussus cucullatus:*
I. Borstenkranz des Pygidiums.
II. Prothoraxgrube.
III. Stirnporen.
IV. Fühlerbecher.

Fig. 8.



Secernierende Zelle des adipoiden Drüsengewebes der Hinterleibsspitze von *Paussus cucullatus.* (Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compensoc. 6; 750 : 1.)
k = Zellkern; *bl* = Drüsenbläschen mit centralem Sammelkanal.

Nach der Analogie mit ähnlichen Bildungen in den Fühlern von *Paussus* neige ich eher zur letzteren Ansicht.

Die Hinterleibsspitze von *Paussus* zeigt unter den gelben Borsten zuerst eine Reihe von Sinneszellen, dann folgt das Drüsengewebe, das sich auch teilweise zwischen die Sinneszellen der Hypodermis einschiebt. Als hauptsächliches Exsudatgewebe betrachte ich hier ein adipoides Drüsengewebe, aus ziemlich großen (25—30 μ), rundlichen bis rautenförmigen Zellen bestehend, die sich ähnlich den Zellen der Fettgewebslappen dicht aneinanderlagern, aber Pseudoacini bilden, deren Sammelkanäle zur Kutikula ziehen. Die Kerne der secernierenden Zellen sind nicht größer als jene der Fettzellen, aber selten rundlich, meist eckig, länglich oder sogar halbmondförmig. Die Drüsenbläschen dieser Zellen sind klein und stellen sich (bei Haematoxylin-Eosinfärbung) als schwach rötliche oder gelbbraune Flecke dar. Das Protoplasma des Zellleibes ist nicht sehr dicht granuliert. Eine dieser Zellen ist in Fig. 8 bei starker Vergrößerung gezeichnet. Außer diesen Zellen des „adipoiden“ Drüsengewebes findet sich zwischen ihnen und der Hypodermis noch eine Form von eigentlichen Hautdrüsen vor, deren Zellleib kaum $^1/_4$ von dem Umfang der ersteren Zellen erreicht, aber ein relativ sehr großes, scheibenförmiges, deutlich radiär gestreiftes Drüsenbläschen besitzt, das oft fast den ganzen Zellleib ausfüllt. Eine dritte Form von drüsenartigen Zellen ist sehr klein, flaschenförmig oder birnförmig (mit Haemalaun-Eosin nur rötlich gefärbt), mit einem lang cylindrischen Bläschen. Diese Form scheint sich den gewöhnlichen Hautdrüsen der Koleopteren am meisten zu nähern. Sie gleichen sehr den „glandes unicellulaires arthrodiales pyriformes“, welche Dierckx bei *Carabus granulatus* beschrieben und abgebildet hat[1]), sind aber viel kleiner. Manchmal schieben sich diese letzteren Drüsenzellen derart in den terminalen Verlauf von Nervenfasern ein, dass man ihre Bläschen fast für Anschwellungen der letzteren halten könnte.

An den Seiten der Hinterleibsspitze lässt sich das adipoide Drüsengewebe unter der dorsalen Kutikula weiter hinauf verfolgen, während es in der Mittelregion bald durch andere Gewebe verdrängt wird. Zunächst folgt eine Schicht echten Fettgewebes, so dass das adipoide Drüsengewebe sich zwischen dieses und die Hypodermis einschiebt. Dieselbe Reihenfolge ist auch in der Exsudatregion des Prothorax zu bemerken; deshalb müssen wir jenes Drüsengewebe als das eigentliche Exsudatgewebe betrachten.

Das Fettgewebe des Hinterleibes ist namentlich auf der Dorsalseite unter den Flügeldecken stark entwickelt. Es bildet

---

1) Dierckx, Étude comparée des glandes pygidiennes des *Carbides* et *Dytiscides*. 1. Mém. (la Cellule, T. XVI, fasc. 1) Pl. V, fig. 64 u. 65.

vakuolenreiche Zellbänder oder auch Syncytien. Die Kerne der Fettzellen sind viel kleiner als bei *Claviger*, haben aber einen ähnlichen sternförmigen Bau, indem das spärliche Chromatin fast radiär um ein centrales Kernkörperchen gelagert ist.

Die Flügeldecken von *Paussus cucullatus* sind vor der Spitze etwas verdickt und enthalten eine sehr dichte, körnige Fettgewebsschicht mit zahlreichen kleinen Hautdrüsen des scheibenförmigen Typus (mit großem, radiär gestreiftem Bläschen). Dieselben scheinen zu den schon von Escherich (bei *P. turcicus*) erwähnten[1]) zahlreichen Poren der Flügeldecken in Beziehung zu stehen.

Bei Behandlung mit Osmiumsäure färbt sich namentlich die Spitzengegend der Flügeldecken schwärzlich, in geringerem Maße aber auch der übrige Teil. Bei durchfallendem Lichte und starker Vergrößerung zeigen sich namentlich die Poren der Flügeldecken von schwarzen Kügelchen umgeben, die meist kreisförmig sich anordnen; auch sonst sind zahlreiche Gruppen kleiner schwarzer Flecke sichtbar. Hiernach scheint in den Flügeldecken das Fettgewebe als Exsudatgewebe zu dienen; wie die kleinen Hautdrüsen sich daran beteiligen, konnte ich nicht näher feststellen.

Auf die Analdrüsen und den Bombardierapparat von *Paussus*[2]) gehe ich nicht ein, da dieselben mit dem symphilen Exsudat nichts zu thun haben.

II. Exsudatregion des Prothorax.

Die gelben Borstenbüschel in der tiefen medianen Querfurche des Prothorax (vgl. Fig. 7, *II*) entspringen sämtlich von hinten, d. h. von dem beiderseits buckelig vorspringenden Vorderrand des hinteren Prothoraxteiles, der die Exsudatgrube begrenzt. Letztere ist durch einen medianen Sattel in zwei symmetrische Hälften geteilt, deren jede eine nach vorn sich erweiternde, tiefe Spalte bildet, wie sich auf den Querschnitten dieser Region deutlich zeigt (vgl. Fig. 9). In den hintersten Teil der Basis dieser Spalte mündet jederseits durch ein Kribellum das Hauptbündel der Drüsen des Exsudatgewebes. Außerdem findet sich auch an der oberen und unteren Grenze der mit den gelben Borstenbüscheln besetzten Zone ein dichter Kranz von feinen Porenkanälen, welche daselbst sekundäre Kribellen bilden.

---

1) Vgl. K. Escherich, Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* (Zool. Jahrb. System. Bd. XII. 1898, S. 27—70 u. Taf. II). Zur äußeren Morphologie der Pausiden vgl. auch Raffray, Matériaux pour servir à l'étude des Coléopt. d. l. fam. d. *Paussides* (Nouv. Arch. Mus. Paris [2] VIII, 1885—87).

2) Vgl. Escherich l. c. und: zur Naturgeschichte von *Paussus Favieri* (Verh. Zool. Bot. Ges., Wien 1899, p. 278—283). Ferner Raffray, Recherches anatomiques sur le *Pentaplatarthrus paussoides* (Nouv. Arch. Mus. [3] IV, 1892, p. 91—102 u. Pl. XIII); Dierckx, Les glandes pygidiennes des Coléoptères 2. Mém. (La Cellule, T. XVIII, 2. fasc. 1900), p. 282—287 u. Pl. II.

Die Borsten der gelben Haarbüschel, die in der Vorderwand der Exsudatgrube entspringen, sind jedenfalls Verdunstungstrichome. Für Drüsenhaare halte ich sie nicht, obwohl sie ein sehr großes Basallumen besitzen; denn ihr Porenkanal steht mit keiner größeren Drüsenzelle als Ausführungsgang in direkter Verbindung. Aber auch für Sinneshaare (Reizborsten) kann ich sie hier kaum halten, weil mit Ausnahme der oberen und unteren Randborsten sich keine Sinneszellenschicht an ihrer Basis zeigt und weil ich in keinem einzigen Falle einen Nervenfaden in den

Fig. 9.

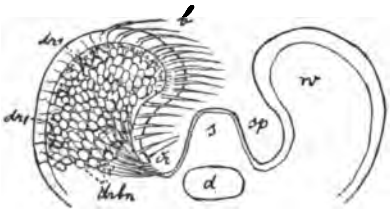


Fig. 9a.

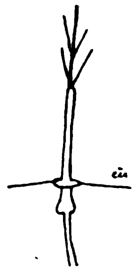


Fig. 9. Schema der Exsudatgrube des Prothorax von *P. cucullatus.* (Nach Querschnitten kombiniert.)

w = gewulstete Seiten des hinteren Prothoraxteiles, welche die Exsudatgrube einschließen.
s = medianer Sattel, der die beiden Wülste trennt.
sp = spaltenförmiges Hinterende der Exsudatgrube zu beiden Seiten des Sattels.
cr = Kribellum in der Basis dieser Spalten.
drbn = Hauptdrüsenbündel des adipoiden Drüsengewebes, welches zum Kribellum hinzieht.
dr_1 = sekundäre Pseudoacini desselben Drüsengewebes, welche in der dorsalen Kutikula der Thorakalwülste münden.
b = Borstenbüschel der Thorakalwülste (Verdunstungstrichome). (Dieselben sind thatsächlich viel dichter, als hier gezeichnet ist.)
d = Darmquerschnitt.

Fig. 9 a. Verzweigte Borste des Prothoraxkragens von *Paussus cucullatus.* (*cu* = Kutikula.)

Porenkanal der Borsten eintreten sah (wie das z. B. bei den Fühlerborsten von *Paussus* immer der Fall ist). Die Borsten der Exsudatgrube sind tief in die Kutikula eingelenkt, so dass sie die untere membranöse Schicht derselben erreichen; diese Schicht ist durch eine Unzahl feiner heller Querlinien wie quergestreift oder netzförmig geadert. Zwischen den Borsten setzen sich die hellen Linien nach oben in den chitinisierten Teil der Kutikula fort.

Als eigentliches Exsudatgewebe sehe ich auch hier das mächtig entwickelte adipoide Drüsengewebe an, welches sehr ähnlich demjenigen der Hinterleibsspitze ist, aber viel umfangreichere Gewebsbündel bildet, deren secernierende Zellen viel deut-

licher zu Pseudoacini sich vereinigen. Dieses Gewebe ist mit dem benachbarten Fettgewebe innig verbunden und stellenweise von ihm kaum zu unterscheiden. Auf jeder Körperseite wird es von den Verzweigungen eines Tracheenstammes durchzogen. Fast der ganze Hohlraum des hinteren Prothoraxteiles, soweit die Exsudatgrube reicht, ist von diesem Drüsengewebe und dem Fettgewebe ausgefüllt und zwar so, dass das Drüsengewebe die eigentliche subhypodermale Schicht bildet. An den der Hypodermis zunächst liegenden Zellgruppen des adipoiden Drüsengewebes sah ich an einer Reihe von Sagittalschnitten, dass ihre Sammelkanälchen sich der Kutikula zukehren, wo sie wegen der dazwischen liegenden Schicht kleinerer Hautdrüsen schwer zu verfolgen sind. Die letzteren gehören teils dem Typus mit größerem, scheibenförmigem, radiär gestreiftem Bläschen an, teils, und zwar in der Mehrzahl, dem schmalen, flaschenförmigen Typus mit cylindrischem Bläschen.

Aber, wie bereits oben bemerkt wurde, hat keineswegs der ganze Komplex des adipoiden Drüsengewebes dieser Exsudatregion seine Ausführungsgänge durch die feinen Porenkanäle der dorsalen Kutikula der beiden borstentragenden Thorakalwülste. Die Hauptmasse der Pseudoacini kehrt vielmehr ihre Sammelkanälchen gemeinschaftlich median-ventralwärts, so dass das Drüsenbündel auf jeder Seite einer Traube oder einem Aehrenbüschel gleicht, dessen Stiel im hintersten Teile der Basis der jederseitigen Exsudatgrubenspalte endet (vgl. Fig. 9), sehr nahe dem unterhalb des medianen Thoraxsattels liegenden Darmquerschnitt. Da auf den unmittelbar kaudalwärts folgenden Schnitten die beiderseitige Spalte der Exsudatgrube verschwindet, während die zu ihr hinführenden Bündel von Sammelkanälchen des Drüsengewebes noch sichtbar bleiben, so wird auf letzteren Schnitten der Anschein erweckt, als ob jene Drüsenbündel nach Art einer Thoraxspeicheldrüse in einen Sammelgang seitlich des Darmquerschnittes mündeten. Obwohl es theoretisch nicht unmöglich wäre, dass ein Teil des thorakalen Hautdrüsengewebes sich in dieser Weise differenziert hätte[1]), so glaube ich doch, dass die wirkliche Mündung der beiderseitigen Drüsenbündel in dem basalen Kribellum der Exsudatspalte liegt (Fig. 9), analog zur Mündungsweise der Stirndrüsen in das basale Kribellum der Stirnporenkanäle. Die Verdunstung des Exsudates erfolgt sodann durch die tief in die

1) Nach Korschelt und Heider (Lehrb. d. vergl. Entwickelungsgesch. d. wirbellosen Tiere, Spez. Teil, S. 832) sind auch die Speicheldrüsen der Insekten ontogenetisch Hautdrüsen, die ursprünglich nach außen münden und erst später in den Darmtraktus einbezogen werden. Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass auch bei der Stirndrüse und der Fühlerdrüse von *Paussus cucullatus* jedesmal dieselbe Form von secernierenden Zellen, aus denen die betreffende Drüse zusammengesetzt ist, auch als isolierte einzellige Hautdrüsen der Hypodermis ebendaselbst vorkommt.

Exsudatgrube hineinreichenden gelben Borstenbüschel der beiden Thorakalwülste, welche die Exsudatgrube seitlich begrenzen.

Bei Behandlung mit Osmiumsäure färbt sich die breite untere, membranöse Schicht der Exsudatgrube gleichmäßig intensiv schwarz, einschließlich der Hypodermisschicht, welche die beiden kleinen Hautdrüsenformen enthält. Eigene dunkle Porenkanäle zwischen den gelben Borsten sind im chitinösen äußeren Teile der Kutikula hier nicht sichtbar; auch in die gelben Borsten selber dringt die schwärzliche Färbung nicht ein. Außerhalb der Borstenbüschel sind dagegen die obenerwähnten angrenzenden Porenkanälchen der Kutikula meist dunkler gefärbt. Es sei übrigens bemerkt, dass in der ganzen Körperoberfläche von *P. cucullatus* die untere membranöse Kutikulaschicht sich mit Osmiumsäure ebenfalls mehr oder weniger schwärzlich färbt, ebenso wie die engen, keine Sinnesborsten tragenden Porenkanälchen derselben. Vielleicht darf man hieraus schließen, dass die ganze Körperoberfläche in geringerem Grade an der Ausscheidung des fettigen Exsudates beteiligt ist, zumal die Ameisen den Käfer auch am ganzen Körper zu belecken pflegen, obgleich hauptsächlich in den eigentlichen Exsudatregionen.

Das adipoide Drüsengewebe der Exsudatgrube des Prothorax färbt sich mit Osmiumsäure nur graulich, die Granula, die Kerne und die Sammelgänge jedoch dunkler.

Wenn man auf Querschnitten den Prothorax von der Basis nach der Mitte zu verfolgt, so zeigt sich, dass derselbe bis gegen die Exsudatgrube hin (also im hinteren Teile des hinteren Prothoraxabschnittes) e i n e d o p p e l t e W a n d besitzt. Zwischen der äußeren und der inneren Chitinwand, die durch Querbalken stellenweise verbunden sind, findet sich eine breite Schicht von Fettgewebe und (zunächst der äußeren Kutikula in der Hypodermiszone) von Drüsengewebe mit zweierlei Formen von Drüsenzellen, deren eine dem adipoiden Drüsengewebe entspricht, während die andere dem kleineren Hautdrüsentypus mit großem scheibenförmigem Bläschen angehört. Zahlreiche feine Porenkanälchen finden sich in der Außenwand des Prothorax. Gegen die Exsudatgrube hin verschwindet allmählich die innere Chitinwand. Die Verdoppelung der Thoraxwand in der Basalregion dient ohne Zweifel dazu, ihm größere Festigkeit gegen die Ameisenkiefer zu gewähren, wenn die Soldaten der Wirte den Käfer daselbst angreifen.

Der hoch aufgebogene Vorderteil des Prothorax von *Paussus cucullatus*, der einen fast kreisförmigen, senkrechten Kragen (Kapuze, *cuculla*) darstellt (vgl. Fig. 7), zeigt in seinem Inneren Fettgewebe und Drüsengewebe und an der Basis sehr starke Muskelbündel. Das Drüsengewebe nähert sich dem adipoiden Typus der Exsudatgrube, ist aber aus kleineren Zellen gebildet. Die feinen Borsten, welche den Rand des Kragens bekleiden, sind Sinnesbörstchen von eigen-

tümlicher Gestalt. An der Spitze sind sie plötzlich verjüngt und dann ährenförmig verzweigt (Fig. 9 a), also nicht identisch mit den von Escherich auf den Flügeldecken von *P. turcicus* (Taf. II, Fig. 10) gefundenen verzweigten Borsten. In der Chitinwand des Kragens sind außer den Porenkanälen dieser Sinnesborsten noch feinere Kanälchen sichtbar, die an einigen Stellen fächerförmig angeordnet sind und als Ausführungsgänge des Exsudates dienen.

III. Stirndrüse.

Raffray (Matériaux p. 311) hielt die Stirnporen der Paussiden, insbesondere jene von *P. cucullatus*, deren äußere Form er beschreibt, für Sinnesorgane, wahrscheinlich Geruchs- oder Gehörorgane. Escherich (*P. turcicus,* S. 31 Fig. A) fand jedoch bereits bei Dissektion eine Stirndrüse an der Basis des Porenkanals; über den feineren Bau derselben konnte er sich nicht aussprechen. Ich erhielt bei *P. cucullatus* namentlich auf den Sagittalschnitten eines Exemplares (n. 5) sehr schöne und instruktive Bilder dieser Drüse (vgl. das Photogramm Fig. 10), die ohne Zweifel das symphile Exsudatgewebe des *Paussus*-Kopfes darstellt. Die Stirnporen der Paussiden sind somit sicher Exsudatporen.

P. cucullatus hat innerhalb eines gemeinschaftlich umrandeten ovalen Scheiteleindruckes zwei Stirnporen (vgl. oben Fig. 7), die durch eine seichte Längsfurche voneinander getrennt sind und einen schwach ohrmuschelförmig erhabenen äußeren Rand besitzen. Jede dieser Poren erweitert sich nach innen zu einem langen und breiten Chitinkanal, in dessen Basis je eine Stirndrüse mündet. Die Stirndrüse dieses *Paussus* ist somit ein paariges Organ. Jede der beiden traubenförmigen Drüsen mündet durch ein büschelförmiges Bündel von feinen Chitinkanälchen, die zur Mündungsstelle konvergieren, in ein Kribellum der Basis des betreffenden Stirnporenkanals.

Der Bau der Stirndrüsen von *Paussus cucullatus* ist demjenigen der Speicheldrüsen ähnlich, stellt aber die ursprüngliche Form desselben dar, d. h. einen nach außen mündenden Komplex von einzelligen Hautdrüsen. Die secernierenden Zellen (30—35 μ Längsdurchmesser) sind kaum größer als jene des adipoiden Drüsengewebes im Pygidium und in der Exsudatgrube des Prothorax, haben aber eine regelmäßiger ovale Gestalt, ein relativ weit größeres Drüsenbläschen und sind untereinander sehr deutlich zu kleinen Pseudoacini verbunden (ähnlich wie bei der Exsudatdrüse der Hinterleibsbasis von *Claviger*). Bei starker Vergrößerung und homogener Immersion (Zeiss Apochrom.) kann man dreierlei Modifikationen der secernierenden Zellen unterscheiden: a) (Fig. 11 *a*) Zellen mit großem Bläschen, welches einem feingerippten Buchenblatte gleicht, dessen Rippensystem (die Kanälchen bezeichnend) sich nur sehr schwach mit Eosin färbt. b) (Fig. 11 *b*)

Zellen mit ebenfalls großem, aber längerem und schmalerem Bläschen, dessen Kanalsystem fast die Form eines Myriapoden (*Lithobius*) hat und deutlicher mit Eosin sich färbt. c) (Fig. 11 *c*) Zellen mit langem, wurstförmigen, oft stark gebogenem oder gewundenem

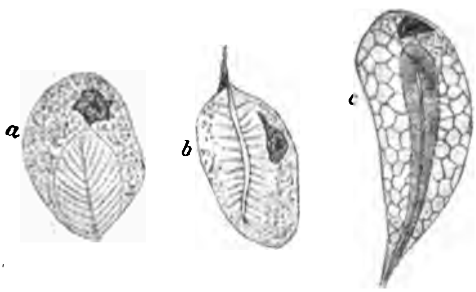
Fig. 10 (Photogramm).



Sagittalschnitt durch eine Stirnpore und Stirndrüse von *Paussus cucullatus* (380 : 1). (Zeigt die in das Kribellum an der Basis des Stirnporenkanales mündende Stirndrüse).

p = Stirnpore.
pk = Stirnporenkanal.
dr = einzellige Hautdrüsen mit selbständigem Ausführungsgang in der Kutikula des Stirnporenrandes.
f = Fettgewebe.
g = Gehirn.
m = Muskeln.

Fig. 11.



Drei Zellformen der Stirndrüse von *Paussus cucullatus*.
(Zeiss Apochr. 2.1, 1.30 × Compensoc. 6; 750 : 1.)

Bläschen, das sich mit Eosin ganz rot färbt mit Ausnahme des sehr schmalen centralen Längskanals. Bei den beiden ersten Zellformen ist das Protoplasma der Zelle sehr fein granuliert mit nur schwach sichtbarer, sehr engmaschiger alveolärer Struktur; bei der dritten Form gleicht der Zelleib einer großzelligen Bienenwabe, mit großen, durchsichtigen, vakuolenähnlichen Alveolen. Die Kerne der

secernierenden Zellen sind bei allen drei Zellformen seltener oval, meist eckig, oft dreieckig oder nach einer Seite spitz zulaufend; manchmal haben sie sogar die Form eines in der Mitte gebrochenen Stäbchens. Bei der dritten Zellform ist der Kern nicht selten mehr oder minder degeneriert. Die beiden ersten Zellformen bilden die eigentliche Hauptmasse der Stirndrüse; die dritte ist nur in den äußersten, von der Mündungsstelle am weitesten entfernten Pseudoacini vertreten, und zwar hauptsächlich in jenem Lappen, der auf der Dorsalseite der Stirn nach rückwärts sich hinzieht. Ueber die Beziehungen der letzteren Zellform zum angrenzenden Fettgewebe werden unten noch einige Bemerkungen folgen.

Wo die einzelnen secernierenden Zellen der Stirndrüse zu Pseudoacini sich vereinigen, bemerkt man kleine schmale Epithelkerne. An diesen Stellen treten, wie es scheint, die Drüsenkanälchen der einzelnen secernierenden Zellen eines jeden Pseudoacinus zu einem zusammen. Die Sammelkanälchen der einzelnen Pseudoacini bleiben dagegen sicher voneinander getrennt, obwohl sie sehr dicht nebeneinander verlaufen; denn nicht bloß an der Mündung der Drüse in das Kribellum des Stirnkanales sieht man eine große Zahl von einzelnen Sammelkanälchen, deren jedes in ein Porenkanälchen des Kribellums sich fortsetzt, sondern die Gruppen von Sammelkanälchen lassen sich auch rückwärts, immer weiter in einzelne Kanälchen divergierend, bis zu den Pseudoacini des obersten Teiles der Drüse verfolgen (Fig. 10).

Besonders die dritte der drei obenerwähnten Formen von secernierenden Drüsen scheint in inniger Beziehung zu dem angrenzenden Fettgewebe zu stehen, von dem sie manchmal kaum mehr zu unterscheiden ist wegen der starken Vakuolisierung ihres Protoplasmas. Auch treten manchmal in den Kernen dieser Grenzzellen durchsichtige Flecke auf und das Drüsenbläschen, das sonst bei dieser Zellform intensiv rot sich färbt, wird manchmal ganz hell und vakuolenartig oder verschwindet sogar ganz. Dadurch wird die Bezeichnung „adipoides Drüsengewebe“ auch für die Stirndrüse von *Paussus* um so mehr berechtigt. Bei Osmiumsäurebehandlung färben sich ihre Zellen minder stark schwärzlich als die eigentlichen Fettzellen.

Die beiden Stirndrüsen von *Paussus cucullatus* nehmen fast den ganzen Scheitelraum des Kopfes oberhalb des Gehirnes ein und dehnen sich auch dorsalwärts und frontalwärts vom Gehirn aus. In der Medianregion berühren sich die beiden Pseudoacini der beiden Drüsen so innig, dass man sie auf den Schnitten kaum voneinander unterscheiden kann und sie für einen einzigen, mächtig entwickelten Drüsenkomplex halten könnte. Je mehr man sich aber auf den Sagittalschnitten dem beiderseitigen Stirnkanale nähert, desto klarer zeigt sich, dass man es mit zwei getrennten

Drüsenkomplexen zu thun hat, deren Differenzierung einfach darauf beruht, dass jeder derselben seine Sammelkanälchen zu je einer gemeinschaftlichen Mündungsstelle, zum Kribellum der Basis des betreffenden Stirnkanales, entsendet.

Dass die paarige Stirndrüse von *Paussus cucullatus* aus einer Verbindung einzelliger Hautdrüsen hervorgegangen ist, zeigt sich besonders deutlich, wenn man die Zellen der Stirndrüse mit den einzelligen Hautdrüsen vergleicht, welche in oder unter der Hypodermis der Stirn bis zum Vorderende des Kopfschildes sich finden, teils einzeln, teils zu kleinen Gruppen vereint (Fig. 10 *dr*). Diese großen einzelligen Hautdrüsen gleichen nämlich auffallend jenen der Stirndrüse und wiederholen auch dieselben drei Formen der Drüsenbläschen, die dritte jedoch viel seltener als die beiden ersten. Diese hypodermalen Drüsenzellen kehren ihren Ausführungsgang der Kutikula zu; in einigen Fällen ließ sich derselbe bis in den betreffenden Porenkanal der Kutikula verfolgen; diese einzelligen Hautdrüsen sind somit eine Wiederholung der Stirndrüsen im kleinen.

Die Region der beiden Stirnporen des *Paussus*, die zu den zwei großen Exsudatkanälen hinabführen, ist mit einem Kranze feiner Borsten umgeben, die sich auf den Schnitten als Sinneshaare erweisen, mit einem Sinneskegel in ihrem Porenkanal und einer Sinneszelle an der Basis; ich betrachte sie daher als Reizborsten für die Thätigkeit der Stirndrüse während der Beleckung durch die Ameisen. Zwischen diesem Kranz von Sinnesborsten, der die Scheitelregion begrenzt, und dem Vorderrande des Kopfschildes ist die ganze Kutikula der Oberseite des Kopfes von sehr zahlreichen feinen Porenkanälchen durchbohrt, die an der Spitze zu je einem kleinen Grübchen sich erweitern. Ihre Zahl beträgt mehrere Hundert, da ich auf einer Reihe von Sagittalschnitten (à 10 μ) je 30—40 zählte. Ob diese kleinen Poren der Kopfoberfläche sämtlich als Ausführungsgänge der obenerwähnten hypodermalen einzelligen Drüsen zu betrachten sind, oder zum Teil als Sinnesporen, konnte ich noch nicht entscheiden.

IV. Fühler.

Die steinharten Fühler von *Paussus cucullatus* (vgl. oben Fig. 7) bereiten besondere Schwierigkeiten für die mikroskopische Untersuchung. Sie sind zweigliederig, das erste Glied kurz stielförmig, das zweite eine sehr große und breite, an der Basis gestielte Keule bildend, oben tief becherförmig ausgehöhlt, die Basalwand der Aushöhlung glatt, die Seitenwände dagegen gefurcht, wodurch der Oberrand des Fühlerbechers wellig gebogen erscheint. Oberhalb der Basis der Fühlerkeule steht ein Basalzahn, der auf beiden Seiten einen gelben Haarbüschel zeigt, dessen dicke Borsten aus

breiten Porenkanälen entspringen. Auf einem mit Picrokarmin gefärbten Uebersichtspräparate sieht man die Kutikula rings um diese größeren Porenkanäle fein und dicht punktiert durch ein System feinerer Porenkanäle. An demselben Präparate fällt unter den in die Basis der Fühlerkeule eintretenden Gewebssträngen ein mächtiges Nervenfaserbündel auf, das sich alsbald nach verschiedenen Seiten hin verzweigt, sein reichstes Fasernetz aber an der Spitze des Fühlerbechers entfaltet. Die seitlichen Aeste des Nervenstammes sind in der Basalkante des Fühlerbechers vier an der Zahl, in den beiden oberen Seitenwänden desselben sechs etwas schmalere Aeste; dann beginnt das außerordentlich breite und dichte Netz des apikalen Randes der Fühlerkeule an der Fühlerspitze. Die Sinneshaare, welche die Fühlerkeule bekleiden, sind hauptsächlich fünffacher Art. 1. Die schon erwähnten dicken gelben Borsten auf beiden Seiten des Basalzahnes. 2. Feinere, an der Spitze verjüngte und daselbst ährenförmig verzweigte Börstchen, ähnlich jenen des Prothoraxkragens (Fig. 9 a); sie stehen hauptsächlich an der Basalregion der Fühlerkeule. 3. Zahlreiche, etwas längere und stärkere, zugespitzte Börstchen, welche in großer Zahl am ganzen Fühlerrande stehen und mit den apikalen Verzweigungen der Nervenäste durch lange Porenkanäle in Verbindung stehen. 4. Viel zahlreichere, feinere, etwas geneigte Härchen auf der ganzen Außenfläche der Keule. 5. Eine beträchtliche Anzahl breiterer Sinneskegel (Geruchszapfen), welche kaum die Kutikulagruben, aus denen sie hervorkommen, überragen. Endlich ist die ganze Kutikulawand der Fühlerkeule mit sehr feinen Porenkanälchen in großer Zahl durchsetzt. Am dichtesten zeigen sie sich bei durchfallendem Lichte in der Wand der Exsudatgrube des Fühlerbechers, welche das unten zu erwähnende große Drüsenlager umschließt. Viele dieser Porenkanälchen zeigen sich deutlich geschlängelt.

Die Gewebsstränge, welche in den Fühler eintreten, sind nach dem Uebersichtspräparate und nach den Längs- und Querschnitten der Fühlerbasis folgende: Ein mächtiges Muskelbündel, das in das erste Fühlerglied eintritt und an der Einlenkungsstelle der Fühlerkeule endet. Ein mächtiges Bündel von Nervenfasern, das in die Fühlerkeule übertritt und sich dort verzweigt. Eine feine, spiralig gestreifte Trachee, die man im ersten Fühlergliede bemerkt und in die Basis des zweiten Gliedes eintreten sieht. Neben dieser Trachee lässt sich endlich auf Längsschnitten des ersten Fühlergliedes noch eine andere, etwas breitere, nicht spiralig gestreifte, dünnwandige Hautröhre deutlich unterscheiden. Dieselbe kann meines Erachtens nur der Ausführungsgang der Fühlerspeicheldrüse sein; ihr Inhalt ist ganz eigentümlich und besteht aus zahlreichen, teils sehr feinen punktförmigen, teils etwas gröberen körnchenartigen Granulationen, welche oft wie Blutkörperchen aus-

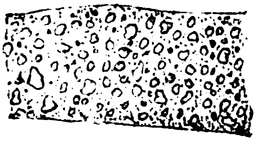
sehen, ausschließlich eosinophil sind und keinen Kern haben; ich halte diesen Inhalt, den man durch die Wand der Röhre durchscheinen sieht (Fig. 12), für Produkte des Sekretes der Fühlerdrüse. Die Mündungsstelle dieser Hautröhre im Kopfe konnte ich auf den Schnitten bisher nicht auffinden.

Die Sinnesregion der Fühler bietet nach den Schnittserien der Fühlerkeule nichts wesentlich Neues im Vergleich zu den nervösen Endapparaten in den Fühlern anderer Insekten. Ich gehe daher direkt zur Drüsenzellenregion über, welche mit der Funktion der Fühler als Exsudatorgane in Beziehung steht (vgl. Fig. 13). Auf den Schnitten des Fühlerbechers zeigen sich die Nervenverzweigungen und Nervenendigungen fast nur noch in den aufsteigenden freien Rändern des Fühlerbechers. Die Basis des Fühlerbechers bis zur unteren Fühlerkante ist dagegen zum größten Teile angefüllt von einem mächtigen Lager großer Drüsenzellen (*drz* in Fig. 13), neben welchen man Fettgewebe, Querschnitte von aufsteigenden Nervenfaserbündeln und das seitlich zusammengedrückte Lumen eines dünnhäutigen Sackes (Tracheenblase) bemerkt, der sich zwischen die Drüsenzellenlager einschiebt.

Die secernierenden Zellen der Fühlerdrüse (vgl. Fig. 14 a) sind sehr groß, meist 55—65 μ im Längsdurchmesser, also doppelt so groß als die secernierenden Zellen der Stirndrüse. Die Bläschen sind jedoch relativ viel kleiner als bei letzteren, meist lang cylindrisch oder wurstförmig gebogen, durch ihre homogene rötliche oder blassbräunliche Färbung von dem Zelleib sich scharf abhebend. Bei starker Vergrößerung und homogener Immersion (Zeiss Apochrom. 2.0, 1,30) sieht man einen schmalen Längskanal in jedem Bläschen und eine schwache, auf denselben senkrecht gerichtete Streifung, durch welche der Rand des Bläschens wie fein gerippt erscheint. Das Drüsenkanälchen ist nach seinem Austritt aus dem Bläschen nur selten deutlich sichtbar und sehr fein. Die Kerne der Zellen sind sehr chromatinreich und färben sich (bei Haemalaun-Orange-Eosinfärbung) dunkelblauschwarz; selten sind sie oval, fast immer eckig und mehr oder weniger gezackt, d. h. mit kurzen spitzen Ausläufern versehen. Das Protoplasma der Zellen ist sehr fein netzartig granuliert, in der Umgebung der Bläschen oft einen helleren oder fein gestreiften Hof bildend. Wie und wo die Drüsenkanälchen der einzelnen Zellen münden, konnte ich noch nicht feststellen. Die einzelnen secernierenden Zellen sind untereinander nicht zu regelmäßigen Pseudoacini verbunden, sondern liegen in mehrreihigen breiten Bändern dicht neben und aufeinander. Zwischen den Zellen bemerkt man häufig kleinere Kerne (*ep* in Fig. 14 a), die den inneren Epithelkernen der Pseudoacini gleichen; aber sie liegen hier nicht selten an einem dem Drüsenbläschen benachbarter Zellen entgegengesetzten Ende.

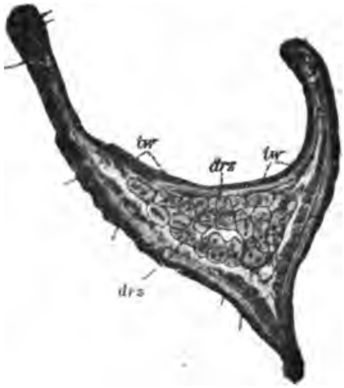
Während sich auf den Schnittserien der Bau der einzelnen Zellen der Fühlerdrüse sehr schön zeigt, konnte ich bisher über ihren eigentlichen Zusammenhang und über den Gesamtbau der Drüse mir noch kein klares Urteil bilden.

Fig. 12.



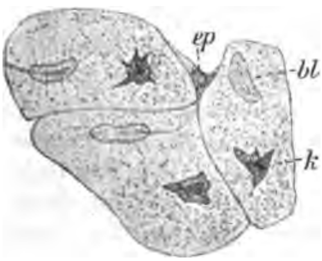
Ausführungsgang der Fühlerdrüse von *P. cucullatus*, beim Uebertritt in das erste Fühlerglied.
(Zeiss, Apochr. 2.0, 1.30 × Compocul. 6; 750 : 1).

Fig. 13 (Photogramm).



Querschnitt durch den Fühlerbecher von *Paussus cucullatus* (80 : 1)
iw = Innenwand des Fühlerbechers.
drz = Drüsenzellenlager der Fühlerdrüse.

Fig. 14 a.



Drüsenzellengruppen aus der Fühlerdrüse von *Paussus cucullatus*.
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compocul. 4; 500 : 1.)
k = Kern der secernierenden Zelle.
bl = Drüsenbläschen mit Sammelkanal.
ep = Kleine Epithelkerne des Pseudoacinus.

Fig. 14 b.



Kleine Hautdrüse aus der Randschicht des Fühlerbechers.
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compocul. 4.)
k = Kern.
bl = Drüsenbläschen.

Ich vermutete anfangs, dass die Sammelkanälchen der Fühlerdrüse in den Fühlerbecher als Exsudatgrube münden würden. Die innere Basalwand des Bechers (*iw* in Fig. 13), welche oberhalb des Drüsenzellenlagers liegt, besitzt eine viel dünnere Kutikula als die Außenwände, und die Drüsenzellschichten der Fühlerdrüse

legen sich dem größten Teile dieser Wand unmittelbar an, ohne Vermittlung einer Randschicht von kleinen Hautdrüsen; auch weist die Hypodermis hier fast kar keine zelligen Elemente auf. Die Kutikula der Wand zeigt sich bei starker Vergrößerung äußerst fein und dicht quergestreift, aber nur mit sehr wenigen eigentlichen Porenkanälen. Am vorderen Ende des Fühlerbechers fand ich endlich eine Gruppe von Porenkanälen; zu diesem Kribellum schien sich ein Bündel von Sammelkanälchen der Fühlerdrüse hinzuziehen. Aber die Zahl der Kanälchen und der Umfang des Kribellums ist viel zu gering, als dass hier die eigentliche Mündung der Fühlerdrüse gelegen sein könnte. Gegen das hintere Ende des Fühlerbechers hin liegt das Drüsenzellenlager nicht mehr unmittelbar unter der Oberwand der Exsudatgrube, sondern unter letzterer findet sich zunächst eine eigene Schicht einzelliger Hautdrüsen, welche hier großenteils noch dieselbe Größe, denselben Bau, dieselbe Form und Färbung des Bläschens haben wie die Zellen der Fühlerdrüse; aber sie stehen durch den Drüsenkanal ihres Bläschens in direkter Verbindung mit je einem Porenkanal der Kutikula, wie ich hier sicher konstatieren konnte. Diese Zellen sind somit wirkliche einfache einzellige Hautdrüsen. Da ihr feinerer Bau mit demjenigen der secernierenden Zellen der Fühlerdrüse übereinstimmt, muss letztere Drüse aus einem Komplex der ersteren hervorgegangen sein, dessen Mündungsweise jedoch eine andere wurde.

Die beiden Seitenwände des die Fühlerdrüse umschließenden Fühlerbechers (vgl. Fig. 13) besitzen eine viel dickere Kutikulaschicht als die Innenwand (Oberwand) der Exsudatgrube. Unter jenen Seitenwänden zeigt sich eine nach unten an Dicke immer mehr zunehmende Randschicht von kleinen einzelligen Hautdrüsen, welche zwischen das großzellige Drüsenlager und die Hypodermis sich einschiebt. Der größte Teil der Zellen dieser Randschicht gehört dem Typus der rundlichen Hautdrüsen mit großem, scheibenförmigen, radiär gestreiften Bläschen an (vgl. Fig. 14 b), der andere Teil gehört zum Typus der noch kleineren birnförmigen Hautdrüsen mit cylindrischem Bläschen. Die Chitinwand des Fühlerbechers, welche diese Randschicht umgiebt, ist mit sehr zahlreichen, manchmal geschlängelten, meist senkrechten Porenkanälen durchsetzt; die Verbindung der letzteren mit den Drüsenkanälchen der Hautdrüsen ließ sich namentlich beim birnförmigen Typus hier leicht feststellen. Aber es gelang mir nicht, auf den Schnitten ein Kribellum aufzufinden, das mit den Sammelkanälchen des centralen Drüsenzellenlagers hier in Verbindung stünde. Vielleicht existiert ein solches trotzdem in der Gegend der gelben Haarbüschel des Basalzahns. Immerhin macht die auffallend dicke Randschicht einzelliger Hautdrüsen den Eindruck, als ob das Exsudat der Fühler-

drüse zum Teil durch Vermittlung dieser Randschicht ausgeschieden würde.

Da im ersten Fühlergliede und im Stiel des zweiten neben der Trachee eine Hautröhre (vgl. Fig. 12) sich findet, die ich nur als Speichelgang zu deuten vermag, ist es wahrscheinlich, dass die Fühlerdrüse von *Paussus* als Fühlerspeicheldrüse die Hauptmasse ihres Sekretes in die Mundhöhle entleert. Dass sie außerdem aber auch als hauptsächliches Exsudatgewebe des Fühlerbechers dient, glaube ich trotzdem annehmen zu müssen wegen des Kribellums am vorderen Ende der Fühlergrube, wegen der direkt in den Fühlerbecher mündenden Sammelkanäle des großzelligen Hautdrüsentypus und endlich auch wegen der stark entwickelten Seitenrandschicht kleiner Hautdrüsen und der großen Zahl der Porenkanäle in der Außenwand des Fühlerbechers.

Bei Behandlung mit Osmiumsäure färbt sich das großzellige Drüsengewebe des Fühlers schwächer schwärzlich als das Fettgewebe. Stark färbt sich dagegen die membranöse untere Kutikulaschicht, von welcher feine schwarze Porenkanälchen nach außen gehen; auch die aus kleinen Hautdrüsen bestehende Randzellenschicht färbt sich intensiv schwarz. Auffallend ist es, dass in der Innenwand des Fühlerbechers (*iw* in Fig. 13) die sonstige scharfe Grenze zwischen der schwarzgefärbten inneren und der ungefärbten äußeren Kutikulaschicht völlig verwischt erscheint, indem die schwarze Färbung nach außen allmählich schwächer wird. Dies bestätigt die eben ausgesprochene Ansicht, dass durch jene Innenwand ein Teil des Exsudates ohne Vermittlung eigener Porenkanäle ausgeschieden werde, da die Kutikula nicht eigentlich verhornt ist. Nur an den Rändern dieser Zone fand ich auch mehrmals dunkle Porenkanäle, die mit isolierten großzelligen Hautdrüsen der Innenwand zusammenhingen.

Schon oben wurde aufmerksam gemacht auf einen zwischen dem Fühlerdrüsenlager sich hinaufziehenden schmalen, langen Hautsack, der sich auf sämtlichen Schnitten des Fühlerbechers erkennen lässt. Die Wand desselben besteht aus einer sehr dünnen, fein spiralig gestreiften Hautschicht, welche stellenweise durch die Schnitte langgestreckter Kerne spindelförmig verdickt erscheint. Die Wände des Lumens liegen meist dem sie umgebenden Drüsenzellenlager mehr oder weniger enge an und werden häufig durch letzteres zu einer langgestreckten Schleife seitlich zusammengedrückt (vgl. Fig. 13). Auf den meisten Schnitten finden sich zwei dieser Schleifen in etwas lateraler Lage und ein dritter mehr kreisförmiger Querschnitt desselben Sackes in der Basalgegend der Fühlerkeule. Auf Horizontalschnitten des Fühlers sah ich, dass diese Säcke untereinander zusammenhängen und Erweiterungen der in die Fühlerkeule eintretenden Trachee darstellen. Wir hätten jene

Hautsäcke der Fühlerdrüse demnach als dünnwandige Tracheenblasen anzusehen; auf einigen Schnitten sah ich auch, wie sie dünne Seitenzweige zwischen die Drüsengruppen abgaben.

Es sei noch bemerkt, dass auf sehr dünnen Schnitten der unteren Seitenwände des Fühlerbechers die Chitinschicht der Kutikula nicht bloß äußerst fein und dicht quergestreift ist, sondern auch ihr äußerster Rand wie quergerippt und quergefasert aussieht, als ob er aus der Verwachsung eines Ciliarsaums hervorgegangen sei[1]).

Die biologische Bedeutung der Fühler von *Paussus* ist eine mehrfache. Sie dienen nach den Beobachtungen von Gueinzius, Raffray, Escherich u. s. w. als hauptsächliche Transportorgane, an denen die Käfer von ihren Wirten umhergezogen und weiterbefördert werden. Sie dienen ferner nach den obigen Befunden als Exsudatorgane eines symphilen Sekretes, das hauptsächlich aus der großzelligen Fühlerdrüse stammt, die zugleich eine Fühlerspeicheldrüse ist. Dass die Paussidenfühler überdies ihre ursprüngliche Rolle als Sinnesorgane, speziell als Tast- und Geruchsorgane, beibehalten haben, wird durch die obigen histologischen Befunde bestätigt. Die Geruchsfunktion der Fühler ist um so wichtiger, da diese Käfer häufig abends umherfliegen, neue Ameisennester aufsuchend, wobei ihnen der Geruchssinn der Fühler zur Leitung dient. Eine große Zahl von Paussidenarten ist überhaupt erst in vereinzelten Exemplaren bei dieser Gelegenheit gefangen worden, während ihre Wirte noch unbekannt sind[2]). Ferner teilte mir Sikora aus Madagaskar mit, dass er den großen *Paussus howa* Dohrn abends oft auf der Oberfläche der hohen Erdnester seiner Wirtsameise *Aphaenogaster* (*Ischnomyrmex*) *Swammerdami* For., mit hoch erhobenen Fühlern sitzend fand. Als vierter Zweck der Paussidenfühler ist endlich noch die Vermittlung des aktiven Verkehrs mit den Wirten zu erwähnen, welche hauptsächlich durch Fühlerschläge erfolgt. Bei den symphilen Paussiden ist die biologische Bedeutung des Fühlerverkehrs jedoch nicht eine so große wie bei jenen echten Gästen, die aus dem Munde ihrer Wirte gefüttert werden, was bei den Paussiden, soweit bisher bekannt, nicht der Fall ist.

(Fortsetzung folgt.)

1) Vgl. hierzu Nils Holmgren, Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten (Anat. Anz. XXI, n°. 14, 1902, S. 373 ff.)

2) Zur näheren Kenntnis der Wirtsameisen der Paussiden vgl. Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden, 1894, S. 111—121; Einige neue *Paussus* aus Jena etc. (Notes Leyden Mus. XVIII, 1896, S. 63—80); Neueres über Paussiden (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1898, 7. Heft, S. 507—515); Neue Paussiden, mit einem biologischen Nachtrag (Notes Leyden Mus. XXI, 1899, S. 33—52).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. **1. April 1903.** **№ 7.**

Zur Biologie der Blattstellung.

Von Jul. Wiesner.

(Schluss.)

Delpino betont mit großer Berechtigung, dass man auf mechanische Ursachen die (regulären) Blattstellungen allein nicht zurückführen könne, sondern dass hier noch andere, nämlich biologische Ursachen thätig sein müssten, welche die Beförderung der Oberflächengröße des Laubes und günstige Beleuchtung zum Zwecke haben. Auch findet er, dass die Anordnung der Blätter nach irrationalen Divergenzen sich als ein günstiges mechanisches Moment im Aufbaue der beblätterten Sprosse zu erkennen gebe[1]).

Die regulären Blattstellungen bilden eines der klarsten Beispiele für die Fähigkeit der Pflanze, mit einfachsten Mitteln und unter Einhaltung der größten Oekonomie die vollkommensten Leistungen zuwege zu bringen. Die Tendenz, die Blätter nach der irrationalen Divergenz $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ zu stellen, oder dieser Stellung sich desto mehr zu nähern, je größer die Zahl der Blätter am Sprosse ist, drückt all dies mit mathematischer Klarheit aus. Da zudem die regulären Blattstellungen im Pflanzenreiche enorm verbreitet sind, uns auf Schritt und Tritt in der Pflanzenwelt begegnen,

1) Teoria generale della Fillotassi, Genua 1883 und Espositione di una nuova Teoria della Fillotassi, Genua 1893.

so liegt die Frage nahe: inwieweit werden diese merkwürdigen Verhältnisse in zusammenfassenden botanischen Werken, insbesondere in botanischen Lehr- und Handbüchern berücksichtigt, oder mit anderen Worten, wie viel von den Resultaten der Blattstellungs-Forschung ist zum wissenschaftlichen Gemeingut geworden?

Das Gesetz der regulären Blattstellungen wird in solchen Werken, welche die Hauptergebnisse der Wissenschaft zu verbreiten berufen sind, allerdings häufig berührt. Aber es wird entweder der Schimper-Braun'sche Standpunkt eingehalten, wobei das Wesen der Sache nicht betont und nur die den Reihen anhaftenden, dem Leser geheimnisvoll anmutenden Zahlen-Gesetzmäßigkeiten vorgeführt werden, ohne dass auf den so einfachen, geometrischen Grund all dieser Zahlenverhältnisse hingewiesen würde, oder es wird in neuen Werken das Blattstellungsgesetz an der Hand der mechanischen Blattstellungstheorie dargelegt, wobei es den Anschein gewinnt, als würde diese wohlfundierte Theorie das Rätsel der Blattstellung gelöst haben, während sie wohl den Uebergang der Stellungsverhältnisse, das Schwanken der Divergenzwerte zwichen je zwei, in der Reihe benachbarten Gliedern — gleichgültig welchen — also die Annäherung an den Grenzwert mechanisch vollkommen verständlich macht, aber die oben schon gebührend betonten Hauptfragen des „Blattstellungsgesetzes", warum z. B. die Natur als Norm für die reguläre Blattanordnung den denkbar einfachsten Fall ($z = 1$, bezw. $z = 2$) ausgebildet hat, u. a. m. nicht beantwortet.

In einzelnen Werken, z. B. in Reinke's Lehrbuch, Berlin 1880, wird sowohl die Schimper-Braun'sche als die Schwendener'sche Lehre vorgetragen, wobei aber die Auffassungen der ersteren bezüglich des Zustandekommens der Blattstellungen („Spiraltheorie") auf das richtige Maß zurückgeführt werden und auch die mechanische Theorie ganz im Geiste ihres Schöpfers kurz aber klar auseinandergesetzt wird. Ich selbst habe im 2. Bd. meiner „Elemente der wiss. Botanik" [1]) nicht nur die Schimper-Braun'sche Lehre, so weit sie thatsächlich begründet ist, desgleichen die Grundlinie der Bravais'schen Lehre auseinandergesetzt, sondern auch der Theorie Schwendener's, soweit dies in dem engen Rahmen möglich ist, Rechnung getragen, wobei ich aber ausdrücklich betonte, dass das eigentliche Rätsel der Blattstellungsgesetze, die gewöhnliche Ausbildung von Divergenzen nach der denkbar einfachsten Reihe, mechanisch nicht gelöst wurde. Auch habe ich, soweit dies damals möglich war, die biologische Seite des Blattstellungsproblems berührt [2]).

1) Bd. II, Organographie, p, 62 ff.
2) Bd. III, Biologie, 2. Aufl., 1902, p. 42 ff.

Es scheint mir nicht überflüssig, die Stellung, welche Sachs gegenüber unserem Probleme einnahm, in Kürze zu schildern. Er hat ja, nicht nur wie kaum ein anderer, zur Wiederbelebung der Pflanzenphysiologie in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts beigetragen, sondern wie bekannt, auch in wichtigen Fragen dieses Gebietes neue Grundlagen geschaffen. Mit Bezug auf die schon oben angeführten Arbeiten Göbel's, worin gezeigt wird, dass die Anordnung von Blättern an dorsiventralen Sprossen anderen Gesetzen folge als an radiären, verwarf er die ganze Blattstellungslehre[1]); nicht nur die spekulative, längst abgethane „Spiraltheorie", sondern fast alles. Denn das einzige Zugeständnis, welches er der Blattstellungslehre macht, ist in folgendem Satze ausgesprochen: „Dennoch verdient das häufige Vorkommen der Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w. als Thatsache Beachtung; das Geheimnisvolle dieses Vorkommens und das häufige Fehlen anderer Divergenzen erklärt sich nach Schwendener's Untersuchungen durch mechanische geometrische Beziehungen, unter denen der gegenseitige Druck der jungen Organe auf gemeinsamer Achse eine wesentliche Rolle spielt[2])." Wie andere Autoren fiel auch Sachs in den Fehler, zu glauben, dass das „Geheimnisvolle" der Hauptreihe durch Schwendener beseitigt, mit anderen Worten, das Zustandekommen der Hauptreihe mechanisch erklärt worden wäre. Nicht ohne Absicht lässt Sachs die Hauptreihe mit $^1/_3$ und nicht mit $^1/_2$ beginnen. Da $^1/_2$ an plagiotropen Sprossen so häufig vorkommt, hält er die $^1/_2$-Stellung orthotroper Sprosse für eine Eigentümlichkeit, welche außer Zusammenhang mit den übrigen Gliedern der Hauptreihe stehe[3]).

So hat Sachs mit einer in wissenschaftlichen Dingen wohl nicht erlaubten Einseitigkeit wertvolle Thatsachen der Blattstellungslehre aus der Wissenschaft zu eliminieren gesucht und hat damit, wie man der Litteratur entnehmen kann, viele Botaniker irre geleitet. Indes bewährte sich sein scharfer Blick selbst auch in dieser Frage, indem er nicht nur gleich Göbel es ausspricht, dass das alte Blattstellungsgesetz keine allgemeine Gültigkeit habe und überhaupt ein allgemeines Gesetz über die Anordnung der Organe an der Mutterachse nicht existiere, sondern „dass nach Maßgabe der Umstände besondere Ursachen" die spezifische Art der Stellungsverhältnisse bedingen, womit wohl gesagt sein soll, dass sowohl äußere Einwirkungen als in der Organisation begründete Eigentümlichkeiten spezifische Stellungsverhältnisse bedingen.

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, p. 603.

2) l. c. p. 605.

3) Vgl. z. B. p. 601, wo die zweireihige Blattstellung der Gräser als nicht in die Hauptreihe gehörend hingestellt wird. Man vergleiche in betreff der Blattstellungsverhältnisse der Gräser auch noch l. c. p. 603.

Göbel hat in seine fundamentale Organographie der Pflanzen, Jena 1898, dem anerkannt hervorragendsten Werke über dies Gebiet, seine objektive Stellung in der Blattstellungsfrage, an der er ja durch seine die Allgemeingültigkeit des „Blattstellungsgesetzes“ widerlegende Untersuchungen über die Verzweigung dorsiventraler Sprossen hervorragend beteiligt ist, dadurch bewiesen, dass er seinem Werke eine von Weisse geschriebene Abhandlung einfügte, welche die Schwendener'sche Blattstellungstheorie ganz im Sinne ihres Begründers vorführt, ohne zu verschweigen, dass er der Schwendener'schen Lehre skeptisch gegenüberstehe.

Noch möchte ich erwähnen, dass in Strasburger's weitverbreitetem Lehrbuch der Botanik die Frage der Blattstellung, wie ich meine, im Vergleich zu anderen Partien dieses trefflichen Werkes, nur sehr wenig berührt wird. Aber ganz im Geiste moderner biologischer Forschung ist seine dem betreffenden Paragraphen angefügte Bemerkung, dass man die Frage der Blattstellung nicht einseitig vom Standpunkte der ontogenetischen Entwickelung, sondern auch aus dem Gesichtspunkte der Entwickelung der organischen Welt betrachten muss. So heißt es[1]): „Die thatsächlich sehr häufige Wiederkehr der Hauptreihe wurde wohl phylogenetisch dadurch bedingt, dass sie eine verhältnismäßig günstige Ausnützung des Raumes durch die Blätter, bei der sie sich in ihrer Ernährungsthätigkeit am wenigsten behindern, ermöglicht.“

Aus der großen Masse der den Blattstellungsverhältnissen gewidmeten Untersuchungen ist in den Lehr- und Handbüchern der Botanik, welche die am meisten ausgereiften Resultate unserer Wissenschaft zu vermitteln haben, wie man sieht, zumeist nur wenig an die Oberfläche getreten, wobei oftmals Wichtiges weniger Belangreichem weichen musste und nicht selten die Hauptresultate hervorragender Forscher unrichtig interpretiert wurden. Im großen Ganzen erkennt man selbst an dieser zum Teil unrichtigen Wiedergabe der betreffenden Litteratur die stufenweise Entwickelung unserer Frage: der deskriptiven Behandlung folgte der Versuch einer kausalen Erklärung, und dem Studium der ontogenetischen folgte, der Hinweis auf die phylogenetische Entwickelung.

Seit einiger Zeit bin ich mit eingehenden biologischen Studien über Blattstellung beschäftigt. Ein Teil dieser Studien, welcher die Anpassung der Laubblätter an die natürliche Beleuchtung betrifft, liegt bereits vollendet vor. Ich habe den wesentlichsten Inhalt dieser Untersuchungen in der botanischen Sektion der letzten (September 1902) in Karlsbad abgehaltenen Naturforscherversammlung vorgetragen und will in den nachfolgenden

1) 4. Aufl. p. 32.

Zeilen nur soviel darüber vorbringen, als vom Standpunkte der allgemeinen Biologie gerechtfertigt erscheint. Im übrigen verweise ich auf meinen bereits im Druck erschienenen Vortrag über den genannten Gegenstand[1]).

1. Es wird wohl verständlich sein, weshalb ich meine biologischen Studien über Blattstellung gerade mit der Anordnung des Laubblattes begann und gerade die Anpassung dieser Blattart an das Tageslicht prüfte. Das Laubblatt ist nicht nur bezüglich seiner Entwickelung auf das Licht angewiesen; seine Hauptfunktion — die Kohlensäureassimilation — ist ja auch an das Licht gebunden. So ließ sich denn schon von vornherein erwarten, dass sich ein zweckentsprechendes Verhältnis zwischen dem Grade der Tagesbeleuchtung und der Anordnung der Blätter herausgebildet hat.

Schon früher habe ich auf die ökonomische Verwertung der vom Blatte erreichbaren Lichtmenge hingewiesen[2]). Ich konnte zeigen, dass Blätter, welche einem überreichen Lichtzufluss ausgesetzt sind, mit dieser Lichtmenge verschwenderisch umgehen; solche Blätter sind häufig geradezu aphotometrisch, während Laubblätter, welche nur ein kleines Lichtareal beherrschen, mit dem Lichte ungemein haushälterisch umgehen. Solche Blätter sind euphotometrisch, d. h. sie stellen sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihnen zugänglichen Lichtraumes.

Die zweckentsprechende Ausnützung des dem Laubblatte zugänglichen Lichtraumes — die „Lichtraumnutzung“ — hängt von zahlreichen Momenten ab; nicht nur von der eben berührten Lage des Blattes zur stärksten Beleuchtungsrichtung, sondern auch von der Länge der Stengelglieder (Internodien), von der Form, Größe und Anordnung der Blätter[3]). Hier habe ich nur die Beziehung der Anordnung der Blätter am Stengel (Blattstellung) im Auge und bemerke nur, dass die Beleuchtung der Blätter von dem darüberstehenden Laube desto weniger behindert wird, je länger die Internodien, je kleiner die Blätter und je schmäler und länger der Blattgrund (inklusive Blattstiel) ist.

2. Die Pflanze ist entweder ausschließlich dem von unendlich vielen Seiten auf jeden Punkt ihrer Oberfläche fallenden diffusen (zerstreuten) Tageslichte oder einem gemischten Lichte ausgesetzt, welches neben diesem diffusen noch paralleles Sonnenlicht enthält. Man bezeichnet dieses gemischte Licht gewöhnlich im Gegensatze zum bloßen zerstreuten Lichte als Sonnenlicht. Wir wollen diese letztere Bezeichnung auch beibehalten, doch soll nicht unerwähnt bleiben, dass man eine reine parallele Sonnenbeleuchtung

1) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1902.

2) Biol. Centralblatt, 1899, p. 1 ff.

3) Eine zusammenhängende Darstellung der „Lichtraumnutzung“ werde ich bei späterer Gelegenheit geben.

wohl im Experiment herstellen kann, dass aber in der Natur eine solche Beleuchtung nicht vorkommt.

Vor Sonnenauf- und Untergang und wenn während des Tages die Sonne von Wolken bedeckt oder in Nebel gehüllt ist, herrscht bloß diffuses Tageslicht. Ist aber die Sonne unbedeckt, so ist jede von der Sonne beschienene Fläche gleichzeitig der diffusen und der direkten parallelen Sonnenstrahlung ausgesetzt. Das im Schatten herrschende Licht ist selbstverständlich ausschließlich diffuses Licht.

Die große Bedeutung des diffusen Tageslichtes für das Pflanzenleben habe ich schon früher in mehreren Abhandlungen dargelegt. Ich habe damals gezeigt, dass in der alpinen und arktischen Vegetation die direkte Sonnenbeleuchtung zu größerer Geltung kommt, dass aber gerade in Gebieten, wo infolge hoher Mittagssonnenhöhen die Lichtintensität sich sehr bedeutend erhebt, die Bedeutung der direkten Sonnenstrahlung für das Pflanzenleben sehr in den Hintergrund tritt und die Pflanze sich durch die verschiedensten Schutzeinrichtungen gegen zu intensive Strahlung schützt.

Bei dem Studium der Beziehungen, welche zwischen der Blattstellung und den natürlichen Beleuchtungsverhältnissen bestehen, ergiebt sich schon von vornherein mit großer Wahrscheinlichkeit wieder die größere Bedeutung des diffusen gegenüber dem direkten Sonnenlichte. Denn die Stellung der grünen Blätter ist in der Zeit, in welcher sie funktionieren, ein stationäres Verhältnis, während die Intensität der Sonnenstrahlung nicht nur innerhalb der Vegetationsperiode von Tag zu Tag, sondern im Laufe des Tages sich fortwährend ändert. Hingegen zeigt das diffuse Tageslicht eine gewisse mittlere Konstanz, indem das Oberlicht (= gesamtes Tageslicht im Sinne Bunsen's, genauer gesagt, das auf die horizontale Fläche fallende Licht) im Durchschnitt bedeutend größer ist als das Vorderlicht (das auf die Vertikalfläche fallende Tageslicht). Nach den bisher von mir angestellten Beobachtungen kann das Oberlicht in Wien mehr als viermal stärker werden als das Vorderlicht [1]). In unseren Laubwäldern ist häufig das Oberlicht etwas mehr als doppelt so stark als das Vorderlicht. Da die photometrischen Blätter die Tendenz haben, das stärkste ihnen zugängliche Licht aufzusuchen, insbesondere die euphotometrischen Blätter das Oberlicht bevorzugen, so ist von vornherein eine Anpassung der lichtsuchenden Laubblätter an das stärkste diffuse Licht auch in Rücksicht auf die Anordnung am Stengel als nicht unwahrscheinlich anzunehmen.

3. Ich will zunächst die einfachsten Fälle der Blattanordnung

1) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 67 (1898).

vorführen. Es sind dies jene Fälle, in welchen die Blätter dem Lichte ungehindert ausgesetzt sind, nämlich kein Blatt durch ein anderes im Lichtgenusse gestört wird. Ich lasse den allereinfachsten Fall, dass nämlich an der ganzen Pflanze bloß ein Laubblatt zu einer bestimmten Zeit funktioniert, fort, da derselbe mit Bezug auf die Blattanordnung ganz gleichgültig ist. Aber gleich der nächste Fall, dass nämlich zwei Vegetationsblätter ausgebildet werden, ist sehr lehrreich. In diesem Falle herrscht immer die $^1/_2$-Stellung. Die Blätter teilen sich gleichmäßig in den gegebenen Raum, belasten den Stengel gleichmäßig, nehmen gleiche Anteile des zugänglichen Lichtes und stellen sich, wenn sie euphotometrisch sind, genau senkrecht auf das stärkste ihnen zugängliche diffuse Licht. Auch wenn die Blätter einen Wirtel zu 3, 4 etc. Blätter bilden, ist ihre Anordnung die denkbar zweckmäßigste insbesondere hinsichtlich der Beleuchtung im diffusen Lichte. Ich wähle *Paris quadrifolia* als Beispiel. Die Blätter dieser Pflanze sind euphotometrisch; sie teilen sich nicht nur gleichmäßig in das ihnen dargebotene Licht, jedes nimmt auch die größte Menge des ihnen zugänglichen diffusen Lichtes auf.

4. Ich komme nun zu einem in der Natur außerordentlich häufig vorkommenden Fall, dem Auftreten wechselständiger Blätter an vertikaler Achse.

Die Verhältnisse des Lichtgenusses sind hier nicht so einfach wie in den früher betrachteten Fällen, weil die höher situierten Blätter den tiefer stehenden eine gewisse Menge von Licht wegnehmen. Aber es kommt hierbei nicht nur auf Deckung der Blätter an, sondern auch auf die Länge der Internodien, ferner auf die Größe und Form der Blätter.

Es schien mir wegen dieser Verwickelungen am zweckmäßigsten, mit einem Apparat zu arbeiten, welcher einen künstlichen Spross darstellt, an welchem ich alle auf den Lichtgenuss einwirkendeo Verhältnisse konstant machen konnte. So war es möglich, unter sonst gleichen Verhältnissen die Divergenz zu variieren. Dieser Apparat bestand aus einer festen vertikalen Achse, an welcher ich künstlich geformte Blätter gleicher Größe nach vertikaler Richtung verschieben und um die Achse drehen konnte. Ich brachte die Internodien auf gleiche Länge und stellte die Blätter auf konstante Divergenzen, z. B. auf $^2/_5$, $^3/_8$ etc. Nun wurde den Blättern die gleiche Neigung gegeben und auf jedem Blatte ein Streifen photographischen Normalpapiers (nach Bunsen's Vorschrift bereitet) unter den erforderlichen Vorsichten befestigt. Der ganze Apparat wurde mit genau vertikal gerichteter Achse dem Tageslichte ausgesetzt. Aus den Färbungen der auf den einzelnen Blättern befindlichen Normalpapierstreifen und der Expositionszeit wurde unter Zugrundelegung des Bunsen-Roscoe'schen Normaltons die auf den einzelnen Blättern herrschend gewesene Lichtstärke bestimmt.

Ich habe die durchaus klaren und übereinstimmenden Resultate dieser meiner Versuche in meiner oben genannten Abhandlung folgendermaßen zusammengefasst: „Innerhalb jedes Blattcyklus nimmt die Stärke des auf die einzelnen Blätter fallenden Lichtes in der Richtung von oben nach unten ab, und es sinkt in demselben Sinne sprungweise die Lichtstärke von Cyklus zu Cyklus. Hieraus ergiebt sich aber folgender Satz: Rücksichtlich der fast ausschließlich an den Laubsprossen mit wechselständiger Blattanordnung realisierten Blattstellungswerte ist bei vertikalen Achsen und entwickelten Stengelgliedern bezüglich der Beleuchtung $^1/_2$ der ungünstigste, hingegen $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ der günstigste Divergenzwert. Allgemein ausgedrückt ist an solchen Achsen $\frac{1}{z}$ der ungünstigste, $\frac{2z-\sqrt{5}-1}{2(z^2-z-1)}$ der günstigste Divergenzwert[1]). Thatsächlich findet man auch immer bei dem Auftreten zahlreicher wechselständiger Blätter an vertikalen Achsen hohe Divergenzwerte."

Zur Veranschaulichung des hier allgemein dargestellten Versuchsergebnisses führe ich folgenden Spezialfall an, in welchem bei konstanter Form und Größe der Blätter, ferner bei konstanter Länge der Internodien die Divergenz $^3/_8$ betrug. Die Zahlen 0 bis 20 bedeuten die konsekutiven Blätter in der Richtung von oben nach unten, die Zahlen 0, 8 und 16 bezeichnen die Anfangsblätter der Cyklen; die nebenstehenden Werte bezeichnen die beobachteten (relativen) Lichtstärken, wobei der leichteren Uebersicht halber der Maximalwert (0,349) am obersten Blatte gleich 100 gesetzt und die anderen Werte proportional umgerechnet wurden.

0	100	8	60	16	20
1	99	9	55	17	19
2	97	10	52	18	20
3	91	11	49	19	20
4	91	12	42	20	19
5	86	13	38		
6	80	14	32		
7	74	15	30		

5. Geneigte Achsen. Wie an aufrechten so kommen auch an geneigten Achsen alle möglichen Blattstellungen vor. Allein einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, dass im großen Ganzen an geneigten Sprossen die Stellungsverhältnisse der Blätter relativ niedrige sind. Man sieht dies selbst an einer und derselben Pflanze: während an dem vertikalen Triebe bei

1) Vgl. meine oben citierte Abhandlung in der „Flora".

wechselständiger Blattanordnung der Blattcyklus häufig gar nicht abgeschlossen ist, also $\frac{3-5}{2}$ herrscht, findet man an den axillaren Trieben häufig die Stellungen $^2/_5$, $^1/_3$ oder $^1/_2$.

Annäherungen an $^1/_2$ oder $^1/_2$ selbst bilden an geneigten Sprossen wohl den häufigsten Fall, während der irrationale Grenzwert $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ nur verhältnismäßig selten und, so viel ich bis jetzt zu beobachten Gelegenheit hatte, nur dann vorkommt, wenn die an solchen Achsen auftretenden Blätter aphotometrisch sind[1]). Ein ausgezeichnetes Beispiel für diesen Fall bildet die Gattung *Pinus.* Die seitlichen Sprosse der Föhren stehen im jugendlichen Zustande allerdings aufrecht; aber wenn die Blätter ausgebildet sind und funktionieren, so sind die Sprossen horizontal oder geneigt. Die Divergenz der die assimilierenden Blätter tragenden Kurzsprosse entspricht dem irrationalen Grenzwerte. Beachtet man, dass die mittlere Intensität des diffusen Tageslichtes in der Richtung vom Zenit zum Horizont abnimmt, so wird es verständlich, dass bei der Divergenz nach $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ die vertikale Sprosslage ein günstiges, für die horizontale Lage ein ungünstiges Verhältnis repräsentiert.

Sind die an geneigten Sprossen stehenden Blätter photometrisch, so tritt an Seitensprossen gewöhnlich eine Annäherung an $^1/_2$ ein; wenn aber die Blätter geradezu den euphotometrischen Charakter besitzen, so sind die Blätter nach $^1/_2$ gestellt; immer aber sichert die hierdurch hervorgerufene zweireihige Blattanordnung die möglichst günstigste Beleuchtung, und zwar durch Oberlicht, denn diese Anordnung ist stets eine laterale. Es leuchtet aber wohl von selbst ein, dass die laterale $^1/_2$-Stellung die Beleuchtung des Laubes begünstigt, jede andere Orientierung, z. B. die mediane $^1/_2$-Stellung, den Blättern ungünstigere Beleuchtungsverhältnisse bieten müsste.

Es bilden also die geneigten Achsen rücksichtlich des Verhaltens der Divergenz der Blätter zur Beleuchtung im Vergleiche zu den aufrechten Achsen den entgegengesetzten Fall; denn bei ersteren bildet $^1/_2$ das günstigste, bei letzteren das ungünstigste Stellungsverhältnis; bei ersteren ist die Stellung $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ nur mit der Ausbildung aphotometrischer Blätter vereinbarlich, während es bei letzteren geradezu das günstigste Stellungsverhältnis darstellt.

1) Wiesner, Ueber die Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biol. Centralbl. 1899, p. 1ff.

6. Primäre und sekundäre Blattanordnungen. Die zweireihige durch laterale $^1/_2$-Stellung hervorgerufene Blattanordnung ist, selbstverständlich in Verbindung mit der entsprechenden fixen Lichtlage der Blätter, wie wir gesehen haben, das günstigste Stellungsverhältnis, welches bei geneigter Lage der Sprosse deren Blätter annehmen können, um der ausgiebigsten Beleuchtung im diffusen Lichte teilhaftig zu werden.

Bei dieser Anordnung der Blätter am geneigten Sprosse liegt das ganze Laub desselben in einer Ebene, dem stärksten Lichte, gewöhnlich dem Oberlichte zugekehrt. Diese passende Lichtlage des Sprosses kommt auf verschiedene Weise zu stande. Es ist nämlich diese laterale $^1/_2$-Stellung entweder ein angeborenes, erblich festgehaltenes Verhältnis, wie z. B. bei Buche und Linde, oder kommt, wie bei allen mit photometrischen Blättern versehenen Sprossen, an denen dekussierte Blattstellung herrscht, dadurch zu stande, dass durch Drehung der Internodien an dem geneigten Sprosse die vierreihige Blattanordnung in eine (laterale) zweireihige übergeht. Als naheliegendes Beispiel nenne ich *Cornus sanguinea.* Die Blätter dieses Holzgewächses sind an geneigten Sprossen genau so lateral zweireihig angeordnet, wie die Blätter der Buche und Linde, und diese bestimmt orientierte Zweireihigkeit dient demselben Zwecke, ist nämlich eine Anpassung an das stärkste diffuse Licht; aber bei Buche und Linde ist es ein primäres angeborenes Stellungsverhältnis, während es bei *Cornus* unter dem Einflusse der Beleuchtung und anderen äußeren Einwirkungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann, zu stande kommt; es ist ein sekundäres Stellungsverhältnis, welches erst in der Ontogenese nach Bedarf hergestellt wird. Steht der Spross aufrecht, so bleibt die angeborene vierreihige Anordnung als ein den Beleuchtungsverhältnissen des aufrechten Stammes günstiger Zustand erhalten, kommt er aber als Axillarspross geneigt zur Entwickelung, so stellt sich durch Drehung der Internodien die Zweireihigkeit, und zwar die für die Beleuchtung günstigste Zweireihigkeit, die laterale, ein.

Ich möchte nicht verabsäumen, hier einzuschalten, dass die dekussierte Blattanordnung uns als eine besonders zweckmäßige Form der Blattstellung erscheint, da bei aufrechter Sprossstellung günstige Beleuchtungsverhältnisse herrschen und bei geneigter Stellung in der denkbar einfachsten Weise eine neue Blattanordnung (sekundär) zu stande kommt, welche wieder günstige Beleuchtungsverhältnisse im Gefolge hat. Die in die Augen springende Zweckmäßigkeit der dekussierten Blattstellung gerade mit Rücksicht auf die Gewinnung günstiger Beleuchtung bei jeder Lage des Sprosses erklärt uns die Häufigkeit des Vorkommens dieser Blattanordnung.

Wenn die Blätter klein und dicht gestellt sind, so kann selbst

bei hohen Blattstellungswerten, nämlich bei großer Annäherung an den Grenzwert, durch die fixe Lichtlage der Blätter allein, das ganze Laub eines Sprosses in die günstigste Lichtlage kommen, wofür die Tanne ein ausgezeichnetes Beispiel liefert. Auch an geneigten Sprossen der Tanne treten hohe Blattstellungswerte auf. Und doch stehen die Blättchen fast alle genau in derselben Lage: der ganze Spross ist so geformt, dass die ganze Laubmasse nahezu in einer Ebene liegt, welche, wenigstens angenähert, senkrecht auf der Richtung des stärksten Lichtes, gewöhnlich des Oberlichtes, zu liegen kommt.

Die zweckmäßige Lichtlage des ganzen Laubes eines geneigten Sprosses kommt also auf drei verschiedene Weisen zu stande, entweder durch ererbte Anordnung, oder sekundär durch Drehung der Internoden, in beiden Fällen unterstützt durch die fixe Lichtlage des Blattes, oder endlich durch diese allein, in allen drei Fällen mehr oder weniger unterstützt durch zweckentsprechende Drehung des Blattstieles, bezw. des Blattgrundes.

7. Laterale $^1/_2$-Stellung findet sich als sekundäre Blattanordnung überaus häufig und klar ausgeprägt an zahlreichen Pflanzen mit niederliegenden oder kriechenden Stengeln. Als bekanntes Beispiel nenne ich *Lysimachia Nummularia*, an deren Stengeln die der Anlage nach vierreihige (dekussierte) Blattanordnung sekundär in eine (lateral) zweireihige übergegangen ist. Zahlreiche andere Pflanzen mit dekussierter Blattanordnung und horizontal liegenden Stengeln zeigen dieselbe Erscheinung, z. B. viele Labiaten, Scrophularineen etc. Wenn laterale Zweireihigkeit der Blätter an kriechenden oder niederliegenden Stengeln vorkommt, so bildet das sekundäre Entstehen dieser Bildung die Regel; ich wüsste unter den Phanerogamen keine Pflanze zu nennen, welche primär laterale $^1/_2$-Stellung der Blätter zeigen würde. Aber nicht nur Pflanzen mit gekreuztgegenständiger, sondern auch Pflanzen mit wechselständiger Blattanordnung bilden bei liegender Form der Stengel sekundär die laterale $^1/_2$-Stellung aus, wofür *Convolvulus arvensis* ein lehrreiches Beispiel bildet. Der Stengel dieser Pflanze erhält sich bekanntlich nur durch Winden aufrecht. Die Blattstellung an dem gewundenen Stengel ist eine wechselständige; allein wegen des Windens lässt sich die Divergenz nicht ermitteln. Dreht man den Stengel so zurück, dass seine vorspringenden Kanten nahezu geradlinig werden, so erkennt man, dass die Divergenz, über $^3/_8$ hinaus, sich dem Grenzwerte nähert. Kriecht aber der Stengel dieser Pflanze bei freier Exposition horizontal am Boden weiter, so stehen die Blätter infolge sekundärer Verhältnisse lateral nach $^1/_2$, die Blattspreiten liegen dem Substrate auf und genießen das volle Oberlicht.

8. In Bezug auf die Anpassungen der Laubblattanordnungen an die Tagesbeleuchtung sind, wie wir gesehen haben, zwei Stellungsverhältnisse von besonderer Bedeutung: der irrationale Grenzwert für vertikale, und die laterale $^1/_2$-Stellung für geneigte Achsen.

Wir haben auch gesehen, dass die $^1/_2$-Stellung für vertikale, mit Laubblättern versehene Sprosse das ungünstigste Verhältnis ist, für derlei geneigte Sprosse aber der Wert $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ das ungünstigste Stellungsverhältnis darstellt. Unter welchen besonderen Umständen sich an geneigten mit photometrischen Blättern besetzten Achsen die irrationale Divergenz doch noch als zweckdienlich erweisen könnte, konnte ich weder theoretisch feststellen noch durch die Beobachtung erhärten; wohl aber habe ich Fälle ausfindig gemacht, in welchen an vertikalen Sprossen die $^1/_2$-Stellung ausreichende Beleuchtung zulässt. Ich führe da vor allem die Monocotylen mit „reitenden" Blättern an, für welche die Irideen das beste und bekannteste Beispiel bilden. Die Blätter sind hier aufgerichtet, das Licht fällt auf die vertikal gestellte Blattfläche; diese Blätter sind somit auf Beleuchtung durch Vorderlicht besonders eingerichtet. Dieser Umstand bedingt, dass die einzelnen Blätter sich im Lichtgenusse nicht stören; wenn sie normal, also mit der Oberseite dem Oberlichte zugewendet wären, so würde, zumal bei der Kürze der Internodien, das dritte Blatt dem ersten, das vierte Blatt dem zweiten schon den größten Teil des Lichtes entziehen.

Auch die Gräser bilden ein gutes hierher gehöriges Beispiel; ihre Blattstellung ist durchwegs durch die Divergenz $^1/_2$ gekennzeichnet. Die Regel ist wohl, dass das Grasblatt aphotometrisch ist. Es gilt dies namentlich für die grundständigen, aber auch für die langen linealen am Halme stehenden Blätter, welche niemals eine fixe Lichtlage annehmen und sehr häufig ihre Unterseiten dem Lichte darbieten. Doch kommen an langen aufrechten Halmen, insbesondere an den Enden derselben kürzere Blätter zur Ausbildung, deren Lamina die fixe Lichtlage anzunehmen befähigt sind. Auch die (photometrischen) Blätter stehen nach $^1/_2$ und würden sich im Lichtgenusse stören, wenn sie nicht an auffallend langen Internodien angebracht wären, welche diesen Blattflächen einen starken Lichtgenuss sichern. Wie sehr aber mit der Längenzunahme der Internodien die Beleuchtung der übereinander stehenden Blätter gesteigert wird, geht aus folgendem photometrischen Versuche hervor.

An dem oben kurz skizzierten Apparate wurden in verschiedenen Distanzen vertikal übereinander stehende Blätter auf ihren Lichtgenuss bei gleicher Lichtstärke und gleicher Lichtdauer geprüft, wobei folgende Werte gefunden wurden:

	Lichtintensität	berechnet auf 100
Oberstes Blatt	0,635	100
Ein Blatt 2 cm unterhalb des obersten Blattes	0,056	8,8
„ „ 6 cm „ „ „ „	0,149	23,4
„ „ 10 cm „ „ „ „	0,523	82,3

Man sieht also, dass, wenn an vertikalen Achsen Blätter nach $^1/_2$ angeordnet sind, in dem Falle als diese Blätter den photometrischen Charakter an sich tragen, in der Organisation der Pflanze besondere Einrichtungen, und zwar sehr verschiedener Art getroffen sind, um diesen Blättern einen ausreichenden Lichtgenuss zuzuführen.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen geht hervor, dass die Stellungsverhältnisse der Laubblätter, welche ja sowohl rücksichtlich ihrer Entwickelung als ihrer Funktion auf das Licht angewiesen sind, sich als klar ausgesprochene und zweckmäßige Anpassungen an die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse zu erkennen geben.

Wien im November 1902.

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Fortsetzung.)

7. *Chaetopisthes Heimi* Wasm.[1]) (Fig. 15—20).

Dieser hell rostrote termitophile Aphodiide, der sowohl durch seine Färbung als durch die starke Entwickelung der gelben Haarbüschel und die eigentümliche Beschaffenheit seines Exsudatgewebes an die *Claviger* und *Paussus* unter den echten Ameisengästen erinnert, lebt in den Nestern von *Termes obesus* Ramb. und subspecies *wallonensis* Wasm. in Vorderindien. Die in Formol × Alkohol (Bolles-Lee'sche Mischung) sehr gut konservierten Exemplare, die zu Sagittal- und Transversalschnitten verwandt wurden, waren von meinem Kollegen Rev. J. Assmuth S. J. zu Khandala bei Bombay gefangen; einige Exemplare fanden sich sogar in der königlichen Zelle des Nestes bei der Königin. Dass dieser Gast zu den Symphilen gehört, steht wegen seiner Exsudattrichome außer Zweifel, da er durch dieselben an die *Claviger* und *Paussus* unter den Myrmekophilen sich anschließt. Da er ferner gleich letzteren einen geschlossenen Chitinpanzer besitzt, ließ sich bereits vermuten,

1) Beschreibung der Art in: Zool. Jahrb. System., Bd. XVII, 1, S. 149 und Taf. V, Fig. 3 und 4.

dass er auch bezüglich des Exsudatgewebes an diese Ameisengäste, nicht aber an die physogastren Termitengäste mit membranösem Hinterleib sich anschließen werde. Auffallend ist die Bildung der Mundteile bei *Chaetopisthes* und *Corythoderus*, die jedenfalls auf eine unselbständige Ernährungsweise (Fütterung durch die Wirte?) hinweist; Oberlippe, Oberkiefer, Unterlippe und Lippentaster sind nämlich völlig rudimentär.

Die äußeren Exsudatorgane von *Chaetopisthes Heimi* stehen in Form gelber Haarbüschel am basalen Teil des Prothorax und an der Flügeldeckenspitze. Die Prothoraxbasis besitzt seitlich auch Exsudatgruben. (Bei *Corythoderus* sind letztere überdies an der Flügeldeckenbasis vorhanden, wo sie bei *Chaetopisthes* fehlen.) Der Prothorax erhöht sich gegen die Basis hin zu einem durch eine tiefe Längsfurche geteilten Höcker. (Bei *Corythoderus* ist derselbe noch stärker entwickelt.) Jene Längsfurche ist ebenfalls zu den Exsudatgruben zu rechnen. Am Ende des Basalhöckers und zu beiden Seiten desselben an den Quergruben der Prothoraxbasis stehen dichte gelbe Haarbüschel; ein Kranz kürzerer aber ebenso dichter Haarbüschel umsäumt den ganzen Hinterrand des Prothorax. Die Seitenränder des Prothorax sind stark nach unten gedrückt und durch eine breite Furche tief ausgehöhlt. Wegen der Drüsen, die in diesem herabgebogenen Seitenrand sich finden, müssen wir die eigentümliche Bildung desselben ebenfalls zu den äußeren Exsudatorganen rechnen. Endlich steht je ein dichter, kreisförmiger Kranz von längeren und gröberen gelbroten, gekrümmten Borsten an der Spitze jeder Flügeldecke (ähnlich wie bei *Claviger* und manchen *Paussus*).

Das eigentümliche Exsudatgewebe von *Chaetopisthes*, das in den Exsudatregionen am Hinterteil des Prothorax und in der verdickten Flügeldeckenspitze sich findet, ist, ähnlich wie bei *Claviger* und *Paussus*, nicht das normale Fettgewebe, sondern ein adipoides Drüsengewebe (vgl. Fig. 15, 16 u. 18, 19, 20). Das Fettgewebe ist zwar ebenfalls ziemlich stark entwickelt, tritt aber gerade in den Exsudatregionen völlig zurück gegen jenes mächtig ausgebildete Drüsengewebe. (Dasselbe gilt ohne Zweifel auch für *Corythoderus* [1]).

I. Prothorax. — Verfolgt man eine lückenlose Querschnittserie von *Chaetop. Heimi* vom Kopfe beginnend, so zeigen sich schon in den herabgebogenen Vorderecken des Prothorax eigentümliche große, dunkle, langgestreckte Drüsenzellen; dieselben Zellen finden sich auch im weiteren Verlauf des herabgebogenen Seitenrandes und Hinterrandes (vgl. Fig. 15, *dr*). Der Vorderteil

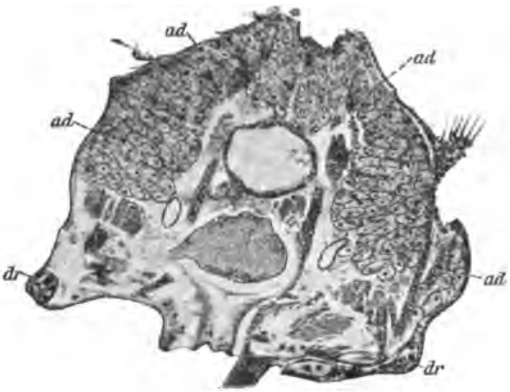
1) Das einzige Exemplar von *Corythoderus Marshalli* Brauns aus dem Oranje-Freistaat, das ich zu einer Schnittserie verwenden konnte, war zu mangelhaft konserviert, um darüber direkten Aufschluss zu geben.

des Prothorax zeigt eine reichliche Entwickelung des eigentlichen Fettgewebes und des Blutgewebes. Seine Unterseite ist, wo sie den Hinterkopf berührt, mit zahlreichen, reihenweise geordneten, kleinen, membranösen Papillen besetzt. Diese Papillenreihen entstehen einfach durch eine sehr dichte Faltung der membranösen Kutikula. Auch auf der Unterseite des Basalhöckers des Prothorax finden sich dieselben Papillen in dichten Reihen; sie bilden hier den Oberrand der Spalte, die sich zwischen den Basalhöcker und den darunter liegenden Thoraxteil tief hineinschiebt. Ob diese Papillen auch eine Bedeutung als äußere Exsudatorgane haben, lasse ich unentschieden. Eine direkte Verbindung derselben mit Ausführungsgängen des Drüsengewebes ließ sich nicht bemerken. Der Umstand, dass die feinen Sammelkanälchen des adipoiden Drüsengewebes der Prothoraxbasis nicht in der Richtung gegen jene Papillen hin, sondern umgekehrt gegen die borstentragende Dorsalseite der Kutikula hin gerichtet sind, scheint mir gegen eine Bedeutung jener Papillen als Exsudatorgane zu sprechen.

Schon vor der Mitte der Prothoraxlänge beginnt das Fettgewebe der Dorsalregion in jenes eigentümliche „adipoide Drüsengewebe" überzugehen, welches das eigentliche Exsudatgewebe von *Chaetopisthes* darstellt (vgl. Fig. 15 u. 16). Es unterscheidet sich vom Fettgewebe durch die regelmäßigere Begrenzung der Einzelzellen, durch die bedeutendere Größe derselben, die oft 100—120 μ in der Länge erreicht, durch die vorherrschende Längenausdehnung derselben, die ihnen, wenn sie im Längsschnitt getroffen werden, ein fast bandförmiges Aussehen verleiht (Fig. 16), durch die dichtere Granulierung des Protoplasmas, durch die Seltenheit eigentlicher Vakuolen, besonders aber durch das Vorhandensein eines schmalen, langgestreckten Bläschens mit Drüsenkanal, der gegen das der Kutikula zugewandte Ende der Zelle verläuft. Bei Haemalaun-Orange-Eosin-Färbung blieben die Bläschen des adipoiden Drüsengewebes des Prothorax fast immer ungefärbt, während sie in den entsprechenden Drüsenzellen der Flügeldeckenspitze rötlich oder bräunlich sich färbten. Der runde, tiefblau sich färbende Kern dieser Zellen ist ähnlich den Kernen des Fettgewebes, kaum größer, aber chromatinreicher. Bei den im Längsschnitt getroffenen Zellen des Prothorax steht er meist nahe dem oberen (d. h. an dem dem Ausführungsgang entgegengesetzten) Ende der Zelle. Doch ist sowohl die Form der Zellen als die Lage des Kerns und die (manchmal stark gebogene) Form des Bläschens verschiedenen Variationen unterworfen. Das Protoplasma des Zellleibes zeigt eine mehr oder minder dichte zartmaschige Neststruktur, an der feine Granula aufgereiht sind und die bis zu einer äußerst dichten und feinen Granulierung des ganzen Zellleibes übergehen kann. Andererseits ist jedoch am oberen Ende der Zellen häufig eine grobmaschigere

alveoläre Struktur des Protoplasmas bemerkbar (vgl. Fig. 16), welche an die Fettzellen erinnert. Dieses adipoide Drüsengewebe ist, wie das Querschnittphotogramm (Fig. 15) zeigt, in der Exsudatregion des Prothorax sehr umfangreich entwickelt, sowohl unterhalb der

Fig. 15 (Photogramm).



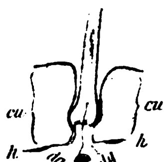
Querschnitt durch die Exsudatregion des Prothorax von *Chaetopisthes Heimi* (60 : 1). (Zeigt die mächtige Entwickelung des adipoiden Drüsengewebes.)
ad = adipoides Drüsengewebe.
dr = große einzellige Drüsen der herabgebogenen Halsschildseiten.

Fig. 16.



Längsschnitt einer Drüsenzellengruppe (Pseudoacinus) aus dem adipoiden Drüsengewebe des Prothorax von *Chaetopisthes Heimi.*
(Zeiss Apochrom. 2.0, 1.30 × Compensoc. 4; 500 : 1.)
k = Kern der secernierenden Zelle.
ep = Epithelkerne der Basis des Pseudoacinus.
bl = Drüsenbläschen mit Drüsenkanal.

Fig. 17.



Sinnesborsten der gelben Haarbüschel des Prothorax von *Chaetopisthes Heimi.* (Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × 6. 750 : 1.) (Halbschematisch.)
(Von der Borste ist nur der Basalteil gezeichnet.)
cu = Kutikula (die untere helle Schicht derselben ist membranös).
s = Sinneszelle mit Nerv.
dg = Ausfuhrwege des Drüsensekrets.
h = Hypodermis.

dorsalen Längsfurche als an den Seiten und an der ganzen Basis des Prothorax. Es bildet vorwiegend Drüsenbündel (Pseudoacini), deren Drüsenkanälchen an einem durch kleine Epithelkerne kenntlichen Punkte zusammenstoßen (Fig. 16, *ep*), um dann gemein-

schaftlich zur Kutikula zu verlaufen; zum geringeren Teile besteht es jedoch auch aus Einzelzellen, die ihren ursprünglichen Charakter als einzellige Hautdrüsen der Hypodermis bewahrt haben. Bei den entsprechenden Drüsenzellen der Flügeldeckenspitze werde ich hierauf noch zurückkommen.

Ueber die Weise, wie das Produkt des adipoiden Drüsengewebes des Prothorax als Exsudat nach außen befördert wird, konnte ich bisher nur folgendes feststellen. Die Sammelkanälchen lassen sich häufig bis an die Hypodermis ohne Schwierigkeit verfolgen, aber nicht weiter. Unter den gelben Haarbüscheln an den Seiten des Prothoraxhöckers sah ich sogar ein breites Bündel dieser Sammelkanälchen bis an die Hypodermis herantreten, ohne es weiter verfolgen zu können. Es macht daher den Eindruck, als ob das Exsudat sich hier verteile, um dann erst durch die Kutikula auszutreten. In der auffallend dünnen, chitinösen Kutikula der Dorsalregion des Prothorax zeigen sich bei starker Vergrößerung und homogener Immersion feine, helle Porenkanälchen in bestimmten Abständen voneinander, so dass der Rand der Kutikula auf unversehrten Querschnitten manchmal wie fein gekerbt erscheint. Diese Porenkanälchen dürften die Ausführungsgänge des Exsudates darstellen, das dann an den benachbarten Trichomen verdunstet. An jenen Stellen der Kutikula, die mit den gelben Haarbüscheln selber besetzt sind, fand ich jene Porenkanäle seltener; hier scheinen dagegen die tiefen Gruben, in denen die Exsudattrichome eingelenkt sind, zur Ausscheidung des Exsudates zu dienen (Fig. 17). Die gelben Borsten der Haarbüschel sind auch hier wie bei anderen Symphilen Sinnesborsten (Reizborsten), mit einer Sinneszelle an der Basis. In mehreren Fällen konnte ich auch einen feinen Nervenfaden nicht bloß in der Mitte des Porenkanales bemerken, der vom Sinneskegel ausgefüllt wird, sondern ich sah ihn auch in die eichelförmige Anschwellung der Borstenbasis selber eintreten. Diese Reizborsten sind aber bei *Chaetopisthes* in einer so tiefen Grube der Kutikula eingelenkt, dass ihre Basis bereits die membranöse untere Schicht der Kutikula erreicht. Jene Grube wird ferner durch die Borstenbasis nicht ausgefüllt, sondern lässt eine ringförmige Spalte frei, die als beiderseitige helle Linie auf den Längsschnitten erscheint. Ferner bemerkte ich wiederholt eine feine helle Linie, welche an den Seiten des Sinneskegels zur Basis der Kutikulagrube aufsteigt. Hiernach dürfte die Ausscheidung des Exsudates durch den membranösen Ring unmittelbar an der Borstenbasis erfolgen. Die gelben Borsten selber betrachte ich auch bei *Chaetopisthes* (wie bei anderen Symphilen), obwohl sie ein helles Längslumen besitzen, nicht als Drüsenhaare, durch welche das Exsudat ausgeschieden wird, sondern als Sinneshaare (Reizborsten) und Verdunstungshaare, neben welchen das

Exsudat aus derselben Kutikulagrube ausgeschieden wird, in welcher die Borste eingelenkt ist (vgl. Fig. 17).

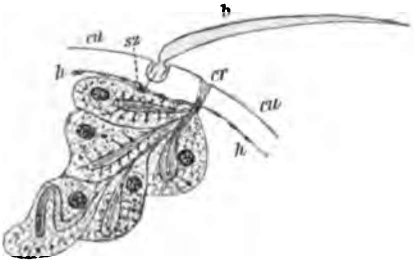
Bei Behandlung mit Osmiumsäure färben sich die gelben Haarbüschel der Prothoraxseiten und Basis schwärzlich; zwischen den Borsten zeigen sich zahlreiche tiefschwarz gefärbte Körnchen. Auf den Querschnitten ist rings um die verengte Basis der einzelnen Borsten ein kleiner tiefschwarzer Ring sichtbar, das Borstenlumen selbst bleibt jedoch meist ungefärbt. Weiter oben an den Borsten zeigt sich die schwärzliche Färbung ebenfalls nur auf ihrer Außenseite, als ob ein fettiges Sekret an ihnen zur Verdunstung gelangt wäre. Dies bestätigt die oben ausgesprochene Ansicht, dass die Ausscheidung des Exsudates an den gelben Haarbüscheln selbst nicht durch die Borsten, sondern rings um die Borstenbasis erfolgt. Der untere membranöse Teil der Kutikula des Prothorax färbt sich ziemlich intensiv schwarz, die Hypodermis grau; nur eine äußerst schmale, fadenförmige Zone der äußersten Kutikulaschicht bleibt ungefärbt; aber auch diese verschwindet dort, wo das adipoide Drüsengewebe unmittelbar an die Hypodermiszone herantritt. Unterhalb der gelben Haarbüschel ist die Kutikula dagegen dicker und die schwarze Färbung derselben hört unmittelbar über den schwarzen Basalringen der tief eingelenkten Borsten plötzlich auf. Es scheint daher, dass die Kutikula der Exsudatregion des Prothorax außerhalb der von gelben Haarbüscheln besetzten Partien einen fast membranösen Charakter trägt, sodass die feinen Porenkanälchen der äußersten Schicht bei Osmiumsäurebehandlung kaum noch als dunklere Linien sich erkennen lassen.

Das adipoide Drüsengewebe des Prothorax färbt sich durch Osmiumsäure ziemlich stark dunkelgrau, die Drüsenbläschen noch dunkler als die Kerne; bei Nachfärbung mit Haemalaun-Orange-Eosin erhalten sie einen violetten bis dunkelvioletten Ton, während sie bei letzterer Färbungsmethode allein fast farblos bleiben (vgl. oben). Dadurch wird es nach der Osmiumsäurebehandlung leichter, die mannigfaltigen Variationen der Zellformen und namentlich der Bläschenformen, die oft schleifenförmig gewunden sind, zu erkennen; auch die Granula der Drüsenzellen treten viel schärfer hervor. Das eigentliche Fettgewebe färbt sich durch Osmiumsäure nur in den Fetttröpfchen der Vakuolen intensiv schwarz, sonst dunkelgrau, nimmt jedoch keine Nachfärbung mehr an.

II. Flügeldecken. — Besondere Berücksichtigung verdienen die mit je fünf hohen Längsrippen versehenen Flügeldecken von *Chaetopisthes Heimi*, an deren Spitze je ein dichter kranzförmiger Büschel von langen und sehr dicken rotgelben Exsudatborsten steht. Diese Flügeldecken sind kein totes Chitingebilde, sondern enthalten, namentlich in den Rippen, die verschiedensten Gewebsarten. Außer den Hypodermiszellen fand ich in ihnen auf den Quer- und Längs-

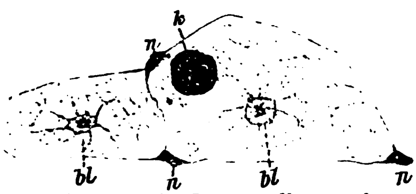
schnitten ein Sinnesepithel, das stellenweise, an der Basis der Borsten, die auf den Rippen zerstreut stehen, eine Sinneszelle mit Sinneskegel und centralem Nervenfaden zeigt; ferner finden sich in ihnen Fettgewebe, feinkörniges Blutgewebe und Tracheenzweige. Gegen die Flügeldeckenspitzen hin, wo das Lumen der Elytren

Fig. 18.



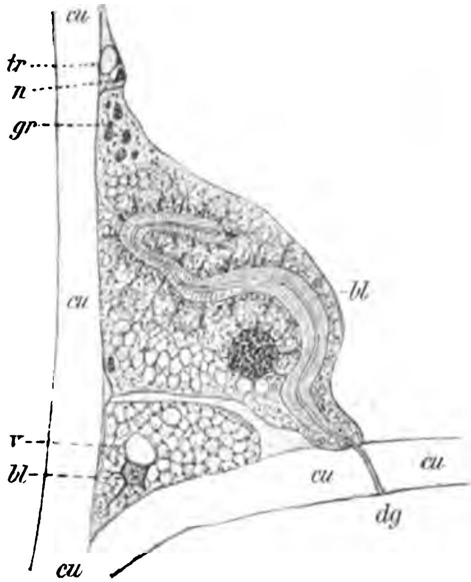
Ein Pseudoacinus des adipoiden Drüsengewebes der Flügeldeckenspitze von *Chaetopisthes Heimi.*
(Zeiss D, Oc. 2; 230 : 1.)
b = Exsudatborste (Reizborste).
sz = Sinneszelle an ihrer Basis.
cu = Kutikula.
h = Hypodermis.
cr = Kribellum der Mündungsstelle des Pseudoacinus.

Fig. 19.



Querschnitt zweier Drüsenzellen aus dem adipoiden Drüsengewebe der Flügeldeckenspitze von *Chaetopisthes Heimi.* (Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compensoc. 6; 750 : 1.)
k = Kern der secernierenden Zelle.
bl = Drüsenbläschen mit Drüsenkanal.
n = Zwischenkerne (noyeaux intercalaires von D i e r c k x).

Fig. 20.



Schnitt durch zwei einzellige Hautdrüsen des adipoiden Drüsengewebes der Flügeldeckenspitze von *Chaetop. Heimi.*
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compensoc. 4; 500 : 1.)
cu = Kutikula.
dg = Ausführungsgang der oberen Drüse.
bl = Drüsenbläschen.
gr = größere Granula des Zellleibes.
n = Zwischenkern (noyeau intercalaire von D i e r c k x).
v = Vakuole.
tr = Querschnitt eines Tracheenzweiges.

sich bedeutend erweitert, zeigt sich ein ausgedehntes a d i p o i d e s D r ü s e n g e w e b e. In der äußeren Kutikula der Flügeldecken sind zahlreiche feine senkrechte Porenkanälchen. Zwischen den gelben Borsten der Haarbüschel an der Flügeldeckenspitze bilden die Porenkanälchen kleine Gruppen (Kribellen), deren Kanälchen manchmal schwach divergieren. Diese Kanälchengruppen dürften als die

hauptsächlichen Ausführungsgänge des Exsudates in dieser Region anzusehen sein. Die großen Borsten der Haarbüschel halte ich auch hier wegen der Sinneszellen an ihrer Basis für Reizborsten. Sie sind in tiefen Gruben der Kutikula eingelenkt, an ihrer Basis eingeschnürt und daselbst mit einem membranösen, fein gestreiften Ring umgeben.

Das adipoide Exsudatgewebe der Flügeldeckenspitze von *Chaetopisthes* (Fig. 18, 19, 20) unterscheidet sich nicht wesentlich von jenem des Prothorax, bietet jedoch mannigfaltigere Zellformen und zeigt überdies deutlicher den Uebergang von einzelligen Hautdrüsen zu den in Pseudoacini vereinigten Drüsenzellengruppen desselben Typus von secernierenden Zellen, dem auch die isolierten Hautdrüsen der nämlichen Region angehören. Die Größe der Zellen ist durchschnittlich geringer als im Prothorax; aber ich fand auch hier Pseudoacini, deren einzelne, bandförmig gestreckte Zellen eine Länge von 130 μ erreichten. Bei diesen langgestreckten Zellen liegt der Kern meist am oberen Ende der Zelle, wie es auch bei derselben Zellform im Prothorax der Fall ist; aber in ein und demselben Pseudoacinus der Flügeldeckenspitze können Zellen von verschiedener Gestalt, von verschiedener Lage des Kerns und von verschiedener Bläschenform vorhanden sein (vgl. Fig. 18). Das Bläschen ist zwar immer ziemlich schmal und lang, und färbt sich bei Haemalaun-Orange-Eosin-Färbung rötlich oder bräunlich, mit hellem, centralem Drüsenkanal; aber es ist manchmal sehr stark gewunden (z. B. in der obersten Zelle des in Fig. 18 abgebildeten Pseudoacinus), so dass auf dünnen Schnitten zwei oder drei getrennte Bläschenschnitte erscheinen können, die jedoch nur Teile eines stark gebogenen Bläschens sind. Fig. 18 stellt ein Drüsenbündel dar, das nahe an der Basis einer Exsudatborste durch ein kleines Kribellum mündet; die betreffende Stelle liegt nicht innerhalb des gelben Haarbüschelkranzes der Flügeldeckenspitze, sondern etwas vor der letzteren.

Der große runde Kere der secernierenden Drüsen schließt manchmal ein kleines helles Kernkörperchen ein (Fig. 19, k), das aber viel häufiger fehlt. Manchmal finden sich ein oder zwei helle kreisförmige Flecke neben dem Kern (z. B. in der oberen der beiden Drüsenzellen in Fig. 20). Dieselben sind jedoch nur Vakuolen des Zellleibes, die auch an anderen Stellen der Zelle sich finden können, z. B. neben dem Bläschen oder mitten im Spongioplasma (vgl. die untere der beiden Zellen in Fig. 20). Die Struktur des Zellleibes ist bei diesen Drüsenzellen der Flügeldeckenspitze meist viel deutlicher netzmaschig oder wabig als bei den entsprechenden Zellen im Prothorax. Auf den mit Haemalaun-Orange-Eosin gefärbten Querschnitten einer Flügeldecke zeigten sich vorwiegend feine netzförmige Strukturen, die vom Bläschen

strahlenartig ausgingen (vgl. Fig. 19). Eine mit Ueberosmiumsäure behandelte Flügeldecke zeigte auf den mit Haemalaun-Orange-Eosin nachgefärbten Horizontalschnitten (vgl. Fig. 18 und 20) einen meist sehr deutlich alveolären Bau der Drüsenzellen sowie auch eine stärkere Färbung der feineren und gröberen Granula derselben. Manchmal sind die Granula um das Bläschen herum so dicht gehäuft, dass hier der wabige Bau undeutlich wird; meist gehen jedoch zu beiden Seiten des Bläschens ziemlich regelmäßige Protoplamastränge ab, die sich unter sich durch Querfäden zu einem strickleiterähnlichen Gebilde verbinden, das bei starker Vergrößerung und homogener Immersion (Zeis. Apochr. 2.0, 1.30) sehr deutlich alveolär sich erweist; die Granula sind an den Wänden und Berühungspunkten der Alveolen verteilt, mit Ausnahme der groberen granulösen Einschlüsse. In manchen Fällen nähert sich der alveoläre Bau sehr demjenigen echter Fettzellen, namentlich wenn überdies kleinere und größere Vakuolen im Zellleibe vorhanden sind, z. B. in der unteren der beiden in Fig. 20 wiedergegebenen Drüsenzellen. Die Bezeichnung „adipoides Drüsengewebe“ dürfte hier umsomehr gerechtfertigt sein.

Die secernierenden Zellen des adipoiden Drüsengewebes der Flügeldeckenspitze bilden, wie bereits oben bemerkt wurde, teils Drüsenbündel (Pseudoacini), teils einzele Hautdrüsen. Wo verschiedene Drüsenbündel oder einzelne Drüsenzellen und Drüsenbündel mit ihren secernierenden Zellen aneinander grenzen, sind sie sehr häufig durch Zwischenkerne (Fig. 19 und 20, n) verbunden. Von den kleinen Kernen der Basis der Pseudoacini (vgl. oben Fig. 16, ep) sind sie deutlich verschieden. Ueber ihre Herkunft konnte ich mir an meinen Objekten kein Urteil bilden; wahrscheinlich sind sie jedoch den „noyeaux intercalaires“ der Analdrüsen der Carabiden und Dytisciden homolog [1]).

Sehr schön lässt sich in der Flügeldeckenspitze von *Chaetop. Heimi* erkennen, dass die secernierenden Zellen der Pseudoacini des adipoiden Drüsengewebes nichts weiter sind als einzellige Hautdrüsen desselben Typus, die sich aus Hypodermiszellen umgewandelt und zugleich eine mehr oder minder fettzellenähnliche Struktur des Spongioplasmas angenommen haben. Vergleicht man Zellen wie die obere der in Fig. 20 abgebildeten mit den Zellen eines Pseudoacinus von Fig. 18, so erkennt man sofort ihre Identität. Der ganze Unterschied zwischen beiden Zellarten besteht einfach darin, dass die Hautdrüsenzellen in Fig. 20 ihre ursprüngliche Lage als Hypodermiszellen beibehalten haben und unmittelbar an der Kutikula anliegen ohne eine andere dazwischen liegende Hypodermisschicht,

1) Vgl. Fr. Dierckx, Étude comparée des glandes pygidiennes. I. memoire (la Cellule T. XVI, 1. Taf. VI, Fig. 51 und 57). Vermutlich sind sie ebenso wie die Drüsenzellen selbst ursprünglich aus Hypodermiszellen hervorgegangen.

während das Drüsenbündel in Fig. 18 aus ebensolchen Zellen besteht, die sich von der Kutikula losgelöst und untereinander zu einem Pseudoacinus verbunden haben, dessen Sammelkanälchen an einer gemeinschaftlichen Stelle münden; daher ist hier auch eine eigene Hypodermisschicht (h) unter der Kutikula vorhanden, obwohl eine der Zellen des Pseudoacinus sich sehr enge an diese Hypodermis anlegt.

Eine mit Ueberosmiumsäure behandelte Flügeldecke von *Chaetopisthes Heimi* zeigte sich in ihrem apikalen Drittel (wo die Verdickung beginnt) intensiv schwarz gefärbt. Auf den Horizontalschnitten dieser Flügeldecke erwies sich die dunklere Färbung hauptsächlich vom adipoiden Drüsengewebe herrührend, dessen Kerne, Bläschen und Granula sich dunkelgrau färbten. Bei Nachfärbung mit Haemalaun-Orange-Eosin wurden diese Elemente dunkel violett. Fig. 18 und 20 sind dieser Serie entnommen; vgl. die obigen Angaben.

An dem Kranze langer dicker Borsten der Flügeldeckenspitze färbte sich der membranöse Basalring der einzelnen Borsten intensiv schwarz. Da hier jedoch Kribellen zwischen den Borsten sich finden, hat die Ausscheidung des Exsudates durch den Basalring der Borsten wohl nur eine sekundäre Bedeutung. Die schwärzliche Färbung der Borsten selber durch Osmiumsäure beschränkte sich auch hier auf Stellen der Außenwand der Borsten, während das Lumen ungefärbt blieb. Dies bestätigt, dass jene Borsten keine Drüsenhaare sind, sondern außer ihrer Funktion als Sinneshaare (Reizborsten) nur zur Verteilung des an ihren verdunstenden Exsudates dienen.

8. *Orthogonius Schaumi* Chaud. Imago.

Dieser termitophile Carabide von Ceylon, der mit seiner Larve bei *Termes Redemanni* Wasm. lebt, besitzt auch als Imago (nicht bloß als Larve) eine auffallende Physogastrie in beiden Geschlechtern. Namentlich bei den frischentwickelten Exemplaren, in etwas höherem Grade bei den Weibchen als bei den Männchen, ist der Fettkörper des Hinterleibs so umfangreich, dass die Flügeldecken den Hinterleib nur teilweise zu bedecken vermögen. Dasselbe gilt auch für die übrigen termithophilen *Orthogonius*-Arten, sowie auch für die anderen Carabidengattungen (*Glypus*, *Rhopalomelus* etc.), deren Larven von den Termiten erzogen werden[2]). Trotzdem rechne ich die Imagines dieser Laufkäfer nicht mehr

1) Vgl. auch meine Mitteilung: G. D. Haviland's Beobachtungen über die Termitophilie von *Rhopalomelus angusticollis* (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1899, 4. Heft, S. 245—249).

2) Daher wurden die Imagines von *Orthogonius* etc. auch nicht in die Uebersicht im allgemeinen Teil dieser Arbeit aufgenommen.

zu den eigentlichen Symphilen der Termiten[2]); denn ihre Physogastrie ist bloß eine Folge der Symphilie ihrer Larven. Die erwachsenen Käfer verlassen später die Termitennester, da man sie oftmals auch außerhalb gefangen hat. Es ist daher wahrscheinlich, dass die Imagines in gar keiner näheren Beziehung zu den Termiten stehen oder höchsten Termitophagen sind. Immerhin scheint es, dass die frisch entwickelten Käfer wenigstens so lange in den Termitenbauten bleiben, bis ihr abdominaler Fettkörper stark reduziert ist; denn die draußen gefangenen Exemplare von *Orthogonius* haben nie einen so unförmlich dicken Hinterleib. Während ihres Aufenthaltes bei den Termiten vermögen sie aber aus dem Fettgewebe ihrer freien weißen Hinterleibsregionen den Wirten ein direktes Fettprodukt zu bieten und können also in dieser Rücksicht noch unter die echten Termitengäste gezählt werden.

Ich habe bisher erst durch ein frisch entwickeltes Männchen von *Orthog. Schaumi* Schnittserien gemacht. Die Physogastrie beruht auf der kolossalen Entwickelung des Fettgewebes, das im Hinterleib eine periphere Schicht von 1,5—2 mm Dicke bildet, fast überall bis an die Hypodermis reicht und aus kontinuierlichen, schwammförmigen, vakuolenreichen Syncytien besteht, in denen die ursprünglichen Zellgrenzen nur selten mehr erkennbar sind. Die Kerne der Fettzellen sind klein und ziemlich spärlich; in den Vakuolen finden sich zahlreiche kleine Fetttröpfchen. Oenocyten konnte ich nur an wenigen Stellen finden, meist zu kleinen Gruppen in der Nähe größerer Tracheenstämme vereinigt; ihr Zellleib ist relativ klein, der Kern gross. Außerdem finden sich, im Fettkörper zerstreut, noch spärliche, dünnwandige Reste jener plättchenförmigen krystallinischen Einlagerungen vor, welche bei der Larve näher zu erwähnen sein werden. — Das Exsudatgewebe ist also hier das Fettgewebe im engeren Sinne, nicht (wie bei der Larve) das Blutgewebe.

Die männlichen Sexualdrüsen waren an dem untersuchten Exemplar schön entwickelt, aber nicht so umfangreich, dass man von einer Hypertrophie derselben reden könnte. Ueber die Analdrüsen von *Orthogonius Schaumi* hat auf Grund derselben Schnittserie P. Fr. Dierckx S. J. berichtet[1]).

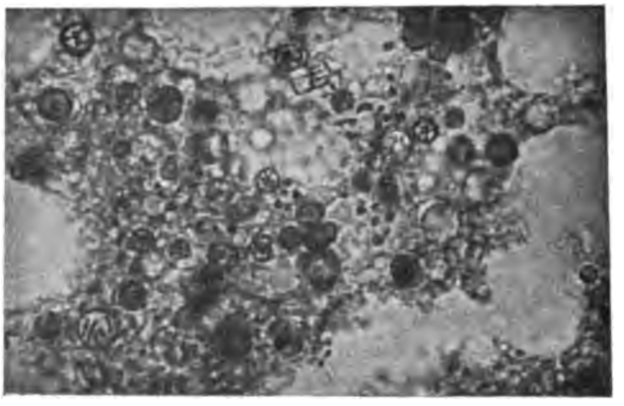
9. Larven von *Orthogonius Schaumi* Chaud. u. *Horni* Wasm. (Fig. 21 u. 22).

Diese merkwürdigen Tiere, die im Innern der Bauten von *Termes Redemanni* auf Ceylon leben, wurden bezüglich ihrer äußeren

1) Les glandes pygidiennes des Coléoptères. 2. Mémoire (La Cellule, XVIII. 2. 1901), p. 270).

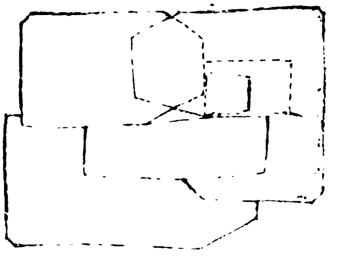
Morphologie an einer anderen Stelle näher behandelt[1]). Als junge Larven haben sie noch die schmale, fast parallelseitige Gestalt gewöhnlicher Carabidenlarven, von denen sie jedoch durch ihre weißgelbe Färbung sich unterscheiden; mit zunehmendem Alter wird ihr Hinterleib immer dicker, bis sie schließlich eine flaschenförmige Gestalt annehmen und kleinen Termitenköniginnen gleichen.

Fig. 21 (Photogramm).



Schnitt durch das abdominale Fettgewebe einer Larve von *Orthogonius Horni* (800 : 1).

Fig. 22.



Krystallinische Einlagerungen in dem Fettgewebe der Larve von *Orthogonius Schaumi* Chaud.
(Zeiss $^1/_{12}$ homog. Immers., Oc. 4.)

Bisher habe ich erst durch drei erwachsene Larven Schnittserien gemacht, eine Transversalserie durch eine Larve von *O. Schaumi* und zwei Sagittalserien durch Larven von *O. Horni*. Dieselben zeigen besonders im ganzen Hinterleibe eine fast monströse

1) Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen, gesammelt auf Ceylon von Dr. W. Horn, mit anderem ostindischen Material bearbeitet (Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., Bd. XVII, 1902, S. 99—164), S. 142 ff. u. S. 158.

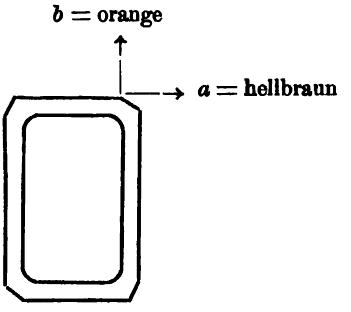
Entwickelung des Fettgewebes, das etwa 90 % der Gesamtmasse des Tieres ausmacht. Es bildet noch kontinuierlichere und zugleich feinmaschigere Syncytien als bei der Imago; in den Vakuolen des schwammartigen Fettgewebes sind besonders bei einem Exemplare Fetttröpfchen in großer Menge. Die Grenzgebiete der Syncytien sind gegen die Hypodermis hin meist von Blutmassen umspült, besonders auf der Dorsalseite, wo die Kutikula mit Querreihen größerer gelber Börstchen besetzt ist. Hier, sowie überhaupt in der Umgebung der Pericardialzellen des stark entwickelten Vas dorsale (das man in der Rückenlinie des Körpers der Larve bereits makroskopisch durchscheinen sieht) zeigen sich die Ränder der Fettgewebslappen nicht selten gleichsam aufgelöst, indem sie durch eine Schicht feiner Fetttröpfchen ganz allmählich in die umspülende Blutmasse übergehen. Da letztere besonders an jenen Stellen, wo die Kutikula am dünnsten ist (an den Einschnürungsstellen der Dorsalsegmente und an deren Zwischenzipfeln) zwischen das Fettgewebe und die Hypodermis sich einschiebt, möchte ich hier das Blutgewebe für das direkte Exudatgewebe halten, das Fettgewebe nur für das indirekte. Das Exsudat wäre sonach bei den *Orthogonius*-Larven die durch das reiche Fettgewebe gebildete Blutflüssigkeit.

Die Kerne der Fettzellen der *Orthogonius*-Larven sind sehr klein und unregelmäßig in den Syncytien zerstreut; letztere werden stellenweise von feinen Nervenfäden durchzogen. Oenocyten konnte ich im Fettgewebe dieser Larven gar nicht finden. Dagegen zeigen sich zahlreiche Einschlüsse im Fettgewebe. Außer den Blutinseln, die im Fettgewebe ihre Bildungsherde haben und außer den Fetttröpfchen fallen mehr oder minder krystallinische Einlagerungen auf, welche größtenteils Harnsäureprodukte sein dürften. Auf den frisch angefertigten Schnittserien zeigen sich dieselben in Form äußerst feiner gelblicher Plättchen oder Strahlen, die dem Fettgewebe eingelagert sind, sowie in Form von sehr feinen strahligen oder körnigen Einschlüssen im Innern kugeliger Tröpfchen (vgl. Fig. 21). Später bilden sich in der Canadabalsamschicht, die das Fettgewebe bedeckt, zahlreiche größere Krystallgruppen, welche vielfach ganz deutlich über dem Gewebe liegen und deshalb sicher jüngere Bildungen sind, die jedoch mit den vorerwähnten natürlichen Einschlüssen des Fettgewebes genetisch zusammenhängen. Jene Krystallgruppen bestehen aus kleinen, fast rechteckigen Plättchen, die in verschiedenen Richtungen ineinander und übereinander geschoben sind. Ihre Färbung ist ein durchsichtiges Gelbbraun. Fig. 22 zeigt eine Gruppe dieser Plättchen bei starker Vergrößerung.

Herr Professor Weinschenk (München) hatte die Güte, vor zwei Jahren jene Krystalle auf Schnitten zweier Larven (von

O. Schaumi und *Horni*) zu untersuchen und mir folgende Diagnose zur Verfügung zu stellen:

„Dünntaflige rhombische Krystalle mit vollkommener Spaltbarkeit parallel zur Tafelfläche; meist am Rande schlecht ausge-



bildet, besonders skelettartig gewachsen. Häufig ein unregelmäßig begrenzter brauner Kern in einer farblosen Hülle[1]). Daneben finden sich spießige Krystalle von dunkelbrauner Farbe, welche aber nur skelettartige Ausbildungsformen der tafligen sind. Auf der Tafelfläche beobachtet man gerade Auslöschung und in konvergentem Licht den senkrechten Austritt einer stumpfen positiven Bisectrix; die Lage der Axenebene ist quer zur Längeerstreckung des Krystalls. In den gefärbten Partien kräftiger Pleochroismus von Orange zu Lichtbraun. Doppelbrechung sehr hoch; *a* circa 1,52, *β* mindestens 1,65."

„Die Krystalle sind sicher jüngere Bildungen, da sie zum Teil außerhalb der Schnittebene liegen und nicht durchgeschnitten sind. Außerdem dürfte ihre Färbung auf Beimischung einer fremden Substanz zurückzuführen sein[2])."

Ich glaubte diese Diagnose hier mitteilen zu sollen, weil jene Krystalle trotz ihrer späteren Entwickelung auf den bereits fertigen Schnitten keine bloß zufälligen Bildungen sind. Denn sie fanden sich erstens stets nur bei den *Orthogonius*-Larven, nicht auf den Schnitten anderer Myrmekophilen und Termitophilen (bei der Imago von *Orthogonius Schaumi* noch schwache Spuren derselben). Sie fanden sich zweitens auf den Schnitten der *O.* Larven nur im Fettgewebe, niemals in anderen Geweben. Am auffallendsten ist dies bei der Querschnittserie der Larve von *O. Schaumi*, bei welcher schon bei schwacher Vergrößerung das Fettgewebe, und nur dieses allein, durch die zahlreichen Krystallgruppen wie braun gesprenkelt

1) Dies könnte die Vermutung nahelegen, dass jene Krystalle um die ehemaligen Oenocyten des Fettgewebes sich anlagern; ich fand schon vor der Krystallbildung an Stelle der Oenocyten nur gelbe oder gelbbraune Flecke.

2) Die Schnitte waren mit Haematoxylin-Delafield und Eosin gefärbt.

erscheint. Drittens, jene Krystallbildungen scheinen ihre natürliche Grundlage zu haben in den obenerwähnten im Fettgewebe selber enthaltenen krystallinischen Einschlüssen (Harnsäureprodukten?), welche bereits beim Schneiden des gehärteten, noch ungefärbten Objektes sich zeigen. Letztere dürften bereits in der lebenden erwachsenen Larve vorhanden sein; denn es ist zu bemerken, dass auch bei frisch gefangenen Exemplaren der zu 90 % aus Fettgewebe bestehende, sehr dicke Hinterleib sich trotz der dünnen Kutikula nicht weich, sondern prall und fest anfühlt; auch beim Schneiden des gehärteten Objektes setzt er dem Messer mehr Widerstand entgegen als sonstiges Fettgewebe.

Bezüglich der äußeren Exsudatorgane ergab sich folgendes. Die dorsale und ventrale Oberfläche des Hinterleibs sowie die Hinterränder und die Einbuchtungen der Thoracalsegmente sind mit sehr zahlreichen, äußerst feinen Wimperhärchen besetzt. Auf den stärker chitinisierten Dorsalschildern stehen dagegen Querreihen größerer gelber Börstchen, die besonders auf den Thoracalsegmenten in größerer Zahl vorhanden sind. Die letzteren Borsten, die auf den chitinisierten Dorsalpartien stehen, sind durch einen Kanal der Kutikula mit dem Sinnesspittel der Hypodermis verbunden; häufig zeigen sie unmittelbar an ihrer Basis oder in der Nähe derselben eine größere Sinneszelle. Daher halte ich auch bei den *Orthogonius*-Larven diese gelben Borsten ihrer eigentlichen biologischen Bedeutung nach für Reizhaare, welche bei der Beleckung des Gastes durch die Wirte den zur reichlicheren Absonderung des Exsudates dienenden Reiz auslösen. Die mikroskopisch kleinen Wimperhärchen der membranösen Partien sind dagegen wohl als Verdunstungstrichome aufzufassen, zumal die Kutikula an manchen Stellen der Dorsalregion durch feine senkrechte Porenkanälchen bei starker Vergrößerung und homogener Immersion dicht quergestreift erscheint. Vorzugsweise dürften jedoch zur Absonderung des Exsudats die dünner membranösen Segmenteinschnürungen der Dorsalseite dienen sowie die membranösen Zipfel der Kutikula, welche in diesen Einschnürungen entspringen.

Ueber die Ernährungsweise der *Orthogonius*-Larven gaben die Schnittserien folgenden Aufschluss. Eine Larve von *O. Horni* zeigte nur einen sehr feinkörnigen, der Blutmasse oder einem äußerst fein gekörnten Dotter ähnlichen Darminhalt ohne gröbere Beimischungen. Derselbe Darminhalt ist auch bei *Xenogaster* und anderen von ihren Wirten gefütterten echten Termitengästen zu finden. Bei der Larve von *O. Schaumi* war dagegen der hintere Teil des Mitteldarms dicht gefüllt mit den Resten von zahlreichen Termitenlarven und Termitenarbeitern, welche in lebendem Zustande von dieser Käferlarve verzehrt worden sein mussten, indem die Fühler, Mundteile u. s. w. der gefressenen Tiere teilweise noch

gut erhalten und deutlich erkennbar waren. Hieraus darf man schließen, dass die *Orthogonius*-Larven einerseits von den Termiten gefüttert werden, andererseits aber auch die Larven ihrer Wirte und diese selber massenhaft verzehren. Ihre Ernährungsweise bildet sonach eine Verbindung von Termitoxenie und Termitophagie.

(Schluss folgt.)

Rudolf Hoeber. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.

Gr. 8. XII u. 344 S. 21 Abbild. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1902.

Die Entdeckungen von van't Hoff, Arrhenius, Guldberg und Waage haben aus der Physik der Materie ein Gebiet von so mächtigem Umfang geschaffen, dass es aus dem Rahmen der Physik und Chemie herausgewachsen und, als physikalische Chemie zur selbständigen Disziplin gworden ist. Gekennzeichnet ist die Eigenart des Gebietes, mehr noch als durch das Operieren mit Ionenreaktionen und osmotischen Messungen, durch die immer wiederkehrende Fragestellung nach dem Gleichgewicht einer Reaktion, ihrer Geschwindigkeit, nach der maximalen Arbeit und dem thermodynamischen Verhalten der Systeme. In dem Hineintragen dieser Eigenart des jüngsten Sonderfaches der anorganischen Naturforschung in die Biologie, in der eigenartigen, zielbewussten Art der Problemstellung in physiologischen Fragen liegt der Schwerpunkt des vorliegenden Werkes.

Das Buch ist so geschrieben, dass es Vorkenntnisse in der physikalischen Chemie nicht voraussetzt. In klaren, kurz gefassten Kapiteln wird die Theorie der Lösungen, der elektromotorischen Kräfte, der galvanischen Ketten, die moderne Anschauung über Kolloide und Fermente auseinandergesetzt. Diese Kapitel sind nicht vorweg genommen, erscheinen vielmehr eingestreut in die ausführlichere Behandlung des biologischen Spezialgebietes. Durch diesen Kunstgriff ist es dem Verfasser in geschickt pädagogischer Weise gelungen, das Interesse an der Theorie durch die stets auf dem Fuße folgende Anwendung neu zu beleben.

Nach der physikalischen Theorie des osmotischen Druckes folgen dessen Bestimmung für die Körpersäfte der Organismen, die Plasmolyse der Pflanzenzellen, die Molekulargewichtsbestimmung durch die plasmolytische Methode, Unterkühlung und Uebersättigung in Gewebe- und Zellflüssigkeiten, die Wirkungen des osmotischen Zelldruckes. — Alsdann wird die Ionentheorie auseinandergesetzt. — Wie Pfeffer's Beobachtungen am lebenden Organismus der Anstoß zu van't Hoff's Theorie wurde, so waren es hier die „isotonischen Koëffizienten“ von de Vries, welche Anomalien charakterisierten, aus denen später Arrhenius' fruchtbare Dissoziationstheorie entstand [1]). — Für das Gleichgewicht in

---

1) In der sonst durchaus klaren und einwandfreien Darstellung empfiehlt es sich wohl, in dem Satze (S. 66): Sie entstehen um so reichlicher, je verdünnter die Lösung ist, vor reichlicher „relativ“ einzufügen. Ferner ist darauf hinzuweisen, dass die Versuche, durch welche die Ladung freier Ionen durch ihr Verhalten im

Lösungen wird als Beispiel Oxyhämoglobin, Hämoglobin und Sauerstoff gewählt, und ausführlich werden die Löslichkeitsverhältnisse der Harnsäure und ihrer Salze behandelt. Auch hier werden möglichst dem Physiologen und Mediziner naheliegende Beispiele gewählt; so der Beweis, dass eine Verordnung lithiumhaltiger Mineralwässer an Gichtkranke, entgegen früheren Anschauungen, aus physikalisch-chemischen Gründen irrational sein muss. Das Verhalten der Urate bei Zusatz von Alkali giebt ein treffliches Paradigma für die hydrolytische Spaltung.

Nach diesem chemischen Exkurs folgt wieder mehr Physiologisches. Zunächt die Permeabilität der Plasmahaut. Wenn man auf die Eigenschaften der Plasmahaut, als adsorbierende Substanz, als Lösungsmittel, als Diffusionsmembran für große und kleine Moleküle u. s. w. gebührend Rücksicht nimmt, so lässt sich ein gut Teil der Zellthätigkeit, die bisher als vitale galt, als rein physikalische Erscheinung explizieren. Hier werden die Arbeiten von Overton über das Hineindiffundieren der Stoffe in den Protoplasten gewürdigt und nach ihm gezeigt, dass die osmotischen Eigenschaften der lebenden Protoplasten zum Teil auf Erscheinungen der auswählenden Löslichkeit beruhen, indem das Eindringen der verschiedenen Stoffe durch Koëffizienten bestimmt wird, die man nach Nernst als „Verteilungskoëffizienten" bezeichnet. Der Parallelismus der zwischen der Löslichkeit verschiedener Stoffe in Lecithin, Cholesterin, Protagon und Cerebrin, den „Lipoiden" Overton's und ihrer Protoplasmalöslichkeit festgestellt wird, führt zu einer Theorie der vitalen Färbung und einer Theorie der Narkose. Auf diese interessanten Untersuchungen wird großer Nachdruck gelegt, sie werden auch gewiss von denen gewürdigt werden, die mit Hoeber darin vielleicht nicht ganz übereinstimmen, dass diese Arbeiten „alle nur wünschenswerte Klarheit in das bezeichnete Gebiet brachten" (S. 102). Solange Methylenblau, Toluidinblau und Neutralrot nicht ins System passen und „es Organe giebt, wo die ganze Rubrizierung .... ungültig wird" (p. 115), ist doch noch nicht so viel gethan, dass hier jeder weitere Wunsch überflüssig wäre.

Die Besprechung der Permeabilität der Blutkörperchen führt weiter in der Physiologie der Zelle. Die lebenden Zellen stellen sich dar als elektrolytische Lösungen in semipermeabeln Hüllen. Die Hüllen sind Nichtleiter, so kommt es, dass Zusatz von Blutkörperchen zu ihrem Serum die Leitfähigkeit des Serums scheinbar herabsetzt; anders wenn man die Plasmahaut der Zelle schädigt; dann kommt der Elektrolyt aus dem Zellinnern heraus, und die Leitfähigkeit des Serums wächst. Aehnlich wie die Blutkörperchen verhalten sich andere Zellen, wie Leukocyten des Blutes oder des Eiters und Spermatozoen, ähnlich auch nach Stewart's Ansicht wohl die Nervenscheiden, da sich so erklären würde, dass der ge-

---

magn. Feld als erwiesen hingestellt wird (S. 70), entgegen der Ansicht des Urhebers, Herrn Urbasch, aus physikalischen Gründen einen solchen Schluss nicht zulassen, deshalb auch hier als Beweis nicht hätten angeführt werden dürfen.

sunde Nerv bei querer Durchströmung dem elektrischen Strome großen, der abgestorbene oder verletzte einen viel geringeren Widerstand entgegensetzt. Hier wie in anderen Fällen, in denen die Feststellung einer solchen inneren Leitfähigkeit, ohne Schädigung der lebenden Zellen, Interesse bietet, wird nach Ansicht des Referenten die Absorptionsmessung mit elektrischen Schwingungen vorteilhaft Beachtung finden können, die wohl bisher in der Physiologie nicht verwandt wurde. — Die Ionenwirkung auf Organismen wird zunächst durch die bekannten Experimente von Paul und Krönig beleuchtet. Die desinfizierende Kraft einer Substanz ist wesentlich bestimmt durch ihren Dissoziationsgrad. Um das augenfälligste Resultat herauszugreifen: Nicht auf den Hg-gehalt toxischer Lösungen von Hg-salzen kommt es an, sondern nur auf den Gehalt an Hg-Ionen. Freilich, ganz ohne nicht geklärte Ausnahmen gehts auch hier nicht ab, denn Blausäure oder Milchsäure können toxischer wirken als die viel stärkere Oxalsäure. — Bei der indirekten Ionenwirkung findet die Beeinflussung des Desinfizienten durch Elektrolyt- oder Neutralsalzzusatz eine schöne Erklärung durch die in der Chemie festgestellte katalytische Wirkung dieser Zusätze auf das Dissoziationsgleichgewicht.

Um die Ionenwirkung auf Organismen eingehender behandeln zu können, ist es notwendig, die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Kolloide zuförderst ausführlicher abzuhandeln. Hier wie in dem ganzen Werk wird aus physiologischer, chemischer, physikalischer und physikalisch-chemischer Litteratur in gedrängter Form und mit weitsichtiger Bewertung vorgetragen, was nur irgend dem Physiologen als Rüstzeug für seine Forschung dienen kann. Wie der Verfasser das Meer der Litteratur bewältigt hat, wie er die letzten Ergebnisse der Litteratur in all den Grenzgebieten der Physiologie (und was wäre hier nicht Grenzgebiet!) mit vollem, fachmännischem Verständnis für sein Fach verwertet, wird ihm nicht nur die Anerkennung seiner Leser, sondern auch den Dank für die reiche Gabe des Quellenmaterials sichern.

Die Fortsetzung der Ionenwirkung auf Organismen bringt dann Loeb's merkwürdige Entdeckung der Parthenogenese bei den Meeresanneliden *Chaetopterus*, *Asterias* u. a. durch Ionen und der toxischen und antitoxischen Einflüsse von Ionen auf sich entwickelnde Funduluseier und zum Schluss die Geschmackserregung durch Ionen nach Versuchen des Autors.

Hiermit wird zunächst die Betrachtung der Zelle verlassen und auf Gewebe übergegangen. Die Resorption durch das Peritoneum, die Schleimhaut des Magens, des Darms und durch die Haut werden behandelt. Hier werden die Verhältnisse komplizierter und dunkler. Lässt sich ein Teil der Resorptionserscheinungen auch auf Wirkung nachweisbarer, bekannter physikalischer Kräfte zurückführen, so begegnen uns doch wieder Thatsachen, wie Haidenhain's Nachweis der Resorption ohne Bestehen eines Konzentrationsgefälles, durch die lebende Darmschleimhaut, so dass man gegenüber solchen Beobachtungen versucht sein kann, es mit

Helmholtz auch heute noch als offene Frage hinzustellen, ob die Allgemeingültigkeit des zweiten Hauptsatzes gegenüber den feinen Strukturen der lebenden Gewebe bestehen bleibt (Ges. Abh. II, p. 972, 1882), ob nicht etwa eigenartige Ventile während des Lebens der Zelle so wirken, dass ein Mittelwertsatz für Molekulargeschwindigkeiten, als welcher sich vom kinetischen Standpunkt der zweite Hauptsatz darstellt, versagt. Doch lassen wir, wie der Autor, solche Spekulationen lieber beiseite, und nehmen für die lebenden Zellen der Darmschleimhaut mit Hoeber besondere Triebkräfte an, deren Natur wir bisher nicht kennen, wenn auch bemerkt sein möge, dass die citierte, wohl öfter missverstandene Helmholtz'sche Anmerkung, theoretisch unmögliche Folgerungen nicht einschließt, namentlich auch nicht gar so böse Missverständnisse rechtfertigen kann, wie in Haeckel's „Welträtseln" die These; „der zweite Hauptsatz widerspricht dem ersten und muss aufgegeben werden."

Von dem Resorptionsproblem geht Verfasser unter Einschaltung ausführlicher, wiederum sehr klar verständlicher Darstellung der Methoden der physikalisch-chemischen Analyse auf das Sekretionsproblem über. Auch hier enthält das Zwischenkapitel den Biologen und Mediziner besonders Interessierendes, wie des Autors Alkalescenzbestimmung des Blutes, die Analyse der Milch und des Harns und die Messung der Acidität des Harns. — Als Paradigma für die Sekretion dient zunächst die Nierensekretion. Hier gehts gar nicht ohne besondere Triebkräfte, und aus einer verzweigten Durchdiskutierung der nach Möglichkeit isolierten Arbeitsformen der Niere bleibt als Fazit: „Seit Ludwig in den vierziger Jahren seine kühne Theorie von der Harnabscheidung durch rein diosmotische und filtratorische Vorgänge aufstellte, hat sich fast von Jahr zu Jahr das Bild dieses organischen Prozesses nur verdunkelt, und jeder Teilvorgang in demselben ist für uns rätselhaft". Wenn aber auch hier die physikalische Chemie an physiologischem Erfolg wenig errang und wenn auch hier bei der Sekretion, wie oben bei der Resorption vielleicht sogar, die Berechtigung osmotischer Betrachtungen, einem gewissen Zweifel begegnen kann, so hat die neuerworbene Methode doch dem Praktiker Nutzen gebracht, indem die bei Nierenerkrankung auftretende osmotische Druckerhöhung des Blutes diagnostisch verwertet wird. Es folgt dann Lymphbildung und Stoffwechsel. Letzterer führt zur Besprechung der Fermente.

Der Standpunkt, den Hoeber hier einnimmt, ist der von Ostwald bezeichnete. Spekulationen über die Mechanik des Vorganges werden bei seite gelassen und ein Ferment als Katalysator, d. h. als ein Stoff definiert, der im stande ist, die Reaktionsgeschwindigkeit aktiver Massen zu verändern, ohne im allgemeinen selbst an der Reaktion teil zu nehmen. Aus diesem Gesichtswinkel werden die verschiedensten Fermentwirkungen betrachtet. Die Möglichkeit freiwillig ablaufender, endothermer Reaktionen und ihre Einleitung durch Katalysatoren wird quantitativ, unter Einführung von van't Hoff's „Prinzip des beweglichen Gleich-

gewichts", durchdiskutiert. Daraus ergeben sich bestimmte, günstige Bedingungen für den Ablauf der endothermen Prozesse. Die Bedeutung dieser Diskussion kennzeichnet Hoeber durch folgende Worte: „Nach solchen Reaktionen unter denjenigen zu suchen, bei denen die Enzyme der Organismen sich bethätigen . . . ., das ist für das Verständnis der synthetischen Vorgänge in den lebenden Wesen von der allergrößten Bedeutung. Man darf darum nicht, wie meist bisher, bloß von den komplizierten Stoffen ausgehen und den Modus ihres Abbaues unter dem Fermenteinfluss untersuchen, sondern man muss umgekehrt die Fermente auch auf das Gemisch der isolierten Spaltungsprodukte einwirken lassen und zusehen, ob nicht eine Regeneration des Ausgangsmateriales stattfindet." — Die sich anschließenden zum Teil noch spekulativen Ausführungen über Synthesen durch Enzyme, deuten auf ein weites Feld aussichtsvoller Forscherarbeit.

Die Wirkungsweise der Fermente wird an einem Gleichnis, an Bredig's weitgehenden Analogieexperimenten aus der anorganischen Welt erörtert, und Euler's Ionen-Hypothese der Katalysatoren beleuchtet. Mit Ludwig's Worten: „Es dürfte leicht dahin kommen, dass die physiologische Chemie ein Teil der katalytischen würde", werden die Ausführungen des letzten Kapitels über das dynamische Gleichgewicht im Organismus eingeleitet. Aus der Vorstellung und der gegenseitigen Equilibrierung einer Reihe fermentativer, ineinander greifender, sich ein- und ausschaltender Prozesse wird versucht, in Verbindung mit van't Hoff's quantitativer Beziehung zwischen maximaler Arbeit und freiwilliger Umwandlung bestimmter, nicht im Gleichgewichtszustand befindlicher Stoffe, eine Vorstellung von den Vorgängen im lebenden Protoplasma zu gewinnen. Ein sehr bemerkenswerter Versuch, eine schöne Krönung der ganzen vorliegenden Arbeit! Möglich, dass die logisch fein durchdachten Spekulationen einmal berufen sind, dazu beizutragen, das vorhandene Dunkel zu erhellen; dass sie neue Wege weisen, wird jeder Leser dem Autor zugeben müssen; ob sie dem Ziele näher führen, das kann erst die Zukunft lehren. Manches scheint dafür zu sprechen; so in gewissen Fällen Wachstumsbeschleunigungen und einige beobachtete Verschiebungen des chemischen Gleichgewichtes im Organismus.

Fassen wir zusammen, so erscheint vorliegendes Buch nicht nur als ein Werk, das unser Wissen über den behandelten Gegenstand vom modernsten Standpunkt aus betrachtet und mit neuer Systematik vorbringt, nicht nur als treffliches Lehrbuch, sondern auch als Führer in weites fruchtbares Gebiet. Nur wer Gelände und neuerworbenes Rüstzeug in gleicher Weise kennen und beherrschen lernte, wer zwei Gebiete überschaut, konnte Wegweiser schaffen und Griffe zeigen, die weiteres Vordringen wesentlich erleichtern, und so die Aufklärung des Gebietes beschleunigen werden.

E. M. [25]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. April 1903. № 8.

Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz.

Von F. Noll.

I.

Bevor die neuen Beobachtungen mitgeteilt werden, die den Anlass zu den nachfolgenden Betrachtungen und Erörterungen über embryonale Substanz bieten, wird es nötig sein, zunächst einmal festzustellen, was unter „embryonaler Substanz" im folgenden verstanden werden soll. In der neueren biologischen Litteratur wird davon nämlich in recht verschiedenem Sinne gesprochen, je nachdem der Begriff rein empirisch gefasst, oder aber mit hypothetischen Vorstellungen mehr oder weniger verquickt wird.

Musste das mikroskopische Bild embryonaler Zellen, ihre Füllung mit einem eigenartig beschaffenen, dichten und noch wenig differenzierten Plasma, der Besitz relativ großer und zahlreicher Zellkerne, schon der deskriptiven und rein empirischen Betrachtung den besonderen Charakter embryonaler Gewebe im Vergleich mit fertig ausgebildeten somatischen Elementen offenbaren, so brachte es die Natur des Gegenstandes mit sich, dass die seit den sechziger Jahren des letzten Jahrhunderts so zahlreich entstandenen Versuche die Erblichkeit hypothetisch zu erklären, sich im besonderen der embryonalen Zellen und Gewebe bemächtigten. So wurden die embryonalen Zellen unter anderem Träger und Sammelstellen der Darwin'schen „gemmules", der Galton'schen „stirps", der Els-

berg-Haeckel'schen „Plastidule“ und anderer ähnlicher hypothetischer Gebilde. Ihre Bedeutung schien anderen Autoren bedingt durch den vollen Gehalt an „Keimplasma“ (Ahnenplasma) im Weismann'schen Sinne oder durch das „Idioplasma“ Nägelis[1]). Die auf zoologischem Gebiete zumal von O. Hertwig, an pflanzlichen Objekten von Strasburger gemachten Entdeckungen über die Rolle des Zellkerns bei den Befruchtungsvorgängen ließ dann die Zellkerne als die eigentlichen Träger der „Erbmasse“ in den embryonalen Gebilden in den Vordergrund rücken. Die Kerne wurden die „Magazine“ des Nägeli'schen Idioplasmas, die nach Haberlandt[2]) zudem den Orten spezifischer Wachstumsvorgänge genähert sein mussten, um die nur auf kurze Entfernung wirksamen Schwingungen des Idioplasmas übertragen zu können. Auch de Vries konzentrierte demgemäß seine hypothetischen „Pangene“ in den Kernen, aus denen sie nur elektiv zur Ausbildung der somatischen Merkmale in den Zellraum austreten und aktiviert werden sollten. Auch das Keimplasma Weismann's mit seinen Biophoren, Determinanten, Iden und Idanten wurde demgemäß in den Kernen enthalten gedacht. Spekulative Betrachtungen, die auf dem Reichtum der Kerne an mikroskopisch sichtbarem Chromatin oder an chemisch nachweisbarem Nucleïn fußten, wollten in diesen Inhaltsbestandsteilen dann wieder die eigentlich wirksamen Elemente der Kernsubstanz erblicken. Die relative Größe, die Gestalt und die dichte Beschaffenheit der Kerne im embryonalen Plasma, ihre relative Anhäufung daselbst und ihre besondere Lagerung in den fortwachsenden Schlauchspitzen von Siphoneen und Pilzen schienen ihre besondere Bedeutung an den Orten morphogener Thätigkeit beredt genug zu bestätigen.

Es ist historisch interessant und charakteristisch für die Denkweise und Tendenz jener Entwickelungsperiode der Biologie, dass die namhaftesten Forscher die Rätsel der Gestaltungsvorgänge durch die Annahme irgend eines, dem embryonalen Plasma beigegebenen stofflichen Bestandteils zu lösen suchten und lösen zu können glaubten, ohne dass auch nur ein ernsthafter Versuch unternommen worden wäre zu erklären, wie die bloße Anwesenheit rein materieller Beimischungen eine maßgebende Gewalt über die

1) Eine vollständige historische Uebersicht über die zahlreichen Vererbungs- und Gestaltungshypothesen liegt nicht in der Aufgabe dieser Betrachtungen. Der Hinweis auf einige typische Beispiele ist nur dazu bestimmt, das Gesagte zu erläutern und zu illustrieren. Auch in der weiteren Darstellung ist die Litteratur, zumal die reichhaltige zoologische und anatomische, nur unter diesem Gesichtspunkte citiert, da eine auch nur einigermaßen umfassende und würdigende litterarische Behandlung alles dessen, was über embryonale Substanz und Zugehöriges geschrieben und gesagt worden ist, wohl einen Band dieser Zeitschrift für sich füllen würde.

2) G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena, Gustav Fischer, 1887.

ganze komplizierte Entwickelung eines Organismus gewinnen könne bezw. gewinnen müsse.

Das klassische Kalkül, auf das man sich mit Vorliebe berief, wenn es galt die dominierende Bedeutung einer prozentual äußerst geringen Beimengung des Plasmas als über allen Zweifel sicher erscheinen zu lassen, war der Hinweis Nägeli's auf den oft enormen Volumunterschied zwischen Ei- und Spermazelle und die trotzdem festzustellende Gleichwertigkeit beider in der Beeinflussung der Eigenschaften des Nachkommen. In etwa gleichem Sinne konnte auch die Argumentation Weismann's herangezogen werden, der auf die verschiedenartige Bethätigung der Eizelle, einerseits in der Bildung ihrer Eihüllen u. dergl., andererseits in der Bildung des Embryos, hinwies, um die Existenz eines omnipotenten „Keimplasmas" neben einem spezialisierten „ovogenen" Plasma innerhalb der Eizelle darzuthun.

Das Kalkül Nägeli's wird man aber schwerlich als zwingend anerkennen dürfen, wenn man sich erinnert, dass physiologische Vorgänge und Reaktionen, die sich doch zumeist als Reizerscheinungen präsentieren, fast niemals als Funktion der „Masse" im Sinne der Statik und Mechanik eintreten, sondern als Auslösungsvorgänge das Ergebnis eines komplizierteren Bedingungskomplexes sind. Allein schon der Hinblick auf die Enzymwirkungen, die katalytischen Prozesse, die sich selbst in unorganisierten Substraten abspielen und bei welchen die Masse an sich keine oder doch keine wesentliche Rolle spielt, dürfte genügen die Zulässigkeit der auf statisch-mechanischer Denkweise[1]) beruhenden Schlussfolgerung Nägelis auf physiologischem Gebiete zu beanstanden. Damit fällt aber auch ganz von selbst der Beweis für die Notwendigkeit der Annahme eines Idioplasmas oder irgend einer, diesem analogen, dominierenden Beimischung des Eiplasmas in sich zusammen. Weismann's Schlussfolgerung wird man aber entgegen halten können, daß die Eizelle als solche vor Abscheidung der Eihüllen noch anders und auf andere Reize reagiert als nach der Abscheidung derselben auf die spezifischen Entwickelungsreize. Andernfalls müßte man konsequenter Weise doch auch für die so verschiedenartigen Reaktionen des fertigen, zumal des einzelligen Organismus verschiedene Plasmen fordern.

Die merkwürdigen materialistischen, ja man möchte sagen ultra-materialistischen Hypothesen, die einem geringen oder verschwindend geringen materiellen Bestandteil der embryonalen Zelle (z. B. einzelnen Molekülen und Molekülgruppen) Fähigkeiten zuschrieben, die man dem Ganzen, der embryonalen Zelle, als an-

1) Nägeli bezeichnet bekanntlich mit Vorliebe seine Hypothese als „mechanisch-physiologische" Theorie der Abstammung. Seine Spekulationen sind demgemäß alle auf mehr oder weniger mechanischer Grundlage aufgebaut.

erkannt hoch und kompliziert organisiertem Gebilde, nicht zutraute, sind aber auch heutigen Tages noch keineswegs ein überwundener Standpunkt. Wenn auch keine einzige der oben kurz berührten Vererbungshypothesen, — deren geistvolle Durchführung und Begründung oft der größten Bewunderung würdig sind, — in der von ihrem Autor ausgedachten Form allgemein angenommen oder als zwingend anerkannt wurde, so hat sich doch die fast allen gemeinsame Grundanschauung in die biologischen Darstellungen tief eingewurzelt, derart, dass man jenen hypothetischen stofflichen Beimengungen des Protoplasmas unter dem Namen der „Erbmasse" des „Keimplasmas" oder der „Anlagen" noch heute in den meisten Schriften (zumal denen botanischen Inhalts), die sich mit Gestaltungs- bezw. Vererbungsproblemen beschäftigen, allgemein begegnet. Besonders die „Anlagen" spielen in neuerer Zeit eine ebenso große, wie mystische Rolle. Dabei wird es dem Leser häufig, ja in den meisten Fällen, überlassen, ob er sich die „Analage" in präformistischem oder in epigenetischem Sinne, ob er sie in materieller oder in dynamischer Wirksamkeit sich vorstellen will: So wenig näher definiert wie er in der neueren Litteratur oft gebraucht wird, besitzt der Begriff der „Anlagen" geradezu einen Proteuscharakter an Vieldeutigkeit; er sagt, je nachdem, alles und damit nichts. Im Grunde genommen wurzelt der Begriff der „Anlage" aber in präformistischen Vorstellungen. Was während der Entwickelung an der embryonalen Substanz erst zum Vorschein kommt, will man dadurch „erklären", dass man es sich schon vorher unsichtbar hineindenkt, wenn auch nicht mehr als Fertiges und nur noch en miniature, wie die ersten Evolutionisten es noch unwiderlegt thun konnten, so doch unsichtbar in einem irgendwie präformierten Etwas —, eben in einer „Anlage".

In der embryonalen Substanz unsichtbar versteckte „Anlagen" werden in der modernen botanischen Litteratur so allgemein angenommen und vorausgesetzt, daß man fast glauben sollte, ihnen liege eine unvermeidliche logische Forderung für das Verständnis und die Erklärung der sichtbaren Entwickelungsvorgänge zu Grunde. Man wird aber in dieser Beziehung ausreichenden Grund zur Skepsis haben dürfen, wenn man an die Form- und Eigenschaftsänderungen denkt, welche eine so verhältnismäßig einfache chemische Verbindung und physikalisch homogene Materie wie das Wasser unter verschiedenen Umständen zeigt. Die 0,06 g[1]), die frei durch die Luft fallend, oder in Flüssigkeiten vom selben spezifischen Gewichte schwimmend, die charakteristischen Tropfengestalten annehmen, wandeln sich am winterlichen Fenster in vielgestaltige Eisblumen, an den Spitzen der Zweige in zierlichen Rauhreif und

1) Die Arzneimittellehre rechnet auf 1 g aqua destillata 16 Tropfen.

am winterlichen Himmel in die leichten Krystallgerüste der Schneeflocken um. Sie gehen als massive Hagelkörner prasselnd zur Erde nieder, verschwinden unter den wärmenden Strahlen der Sonne als unsichtbares Gas, um in kühleren Luftschichten, in unzählige Nebeltröpfchen verteilt, frei in der Luft zu schweben. Die Ueberzeugung, dass man es hier jederzeit lediglich mit Wasser, mit der Elementarverbindung H_2O zu thun hat, schließt da jeden hypothetischen Gedanken an „Anlagen", an beigemischte formbestimmende Materien, die unter bestimmten Umständen in Wirksamkeit träten, d. h. zur „Entfaltung" kämen, ein für allemal aus. Es sind jeweilige Eigenschaften, die der Substanz gar nicht unter allen Umständen immanent sind, sondern erst unter gegebenen Verhältnissen zur Geltung kommen. Ein Wassertropfen trägt bei + 20° C gar nicht die „Anlage" in sich, er hat gar nicht die Fähigkeit zu krystallisieren; diese entwickelt sich erst bei einer Abkühlung auf oder unter 0°. Noch weniger wird man dem Wasserdampf in der Siedehitze „Anlagen" zu krystallisieren zuschreiben wollen. Wenn man aber bei einer verhältnismäßig so einfach konstituierten anorganischen und homogenen Substanz für das Verständnis der Vielgestaltigkeit in der Erscheinungsform ohne hypothetische „Anlagen" und formbestimmende Substanzen auskommt und auskommen muss, so ist ihre Herbeiziehung zur Erklärung der Gestaltungsvorgänge einer so komplizierten inhomogenen, organischen und organisierten Materie, wie des Protoplasmas, wohl erst recht kein notwendiges Postulat. Daran wird grundsätzlich festzuhalten sein, selbst bei voller Würdigung der Thatsache, dass beigemischte bezw. gelöste Fremdkörper die Formbildungen, auch der anorganischen Materie, in gewissen Richtungen zu modifizieren vermögen[1]). Treten doch auch schon chemische Elemente, wie u. a. der Phosphor, in allotropen Modifikationen (als weißer, roter und metallischer Phosphor) in verschiedenen Erscheinungsformen und Eigenschaften auf und ist in der Befähigung zur Polymerisation und zur Verbindung mit Krystallwasser auch anorganischer Materie schon die Möglichkeit zur Veränderung ihrer Erscheinungsform gewährt, ohne dass es beigemischter spezifischer Formbildner bedürfte. Man wird also auch dem, zu solchen und anderen Zustandsänderungen wohl unzweifelhaft befähigten Plasma an sich schon die Fähigkeit zugestehen können, seine Speziescharaktere unter dem Einfluss innerer und äußerer Bedingungskomplexe, auch ohne das Zuthun spezifischer formbestimmender Beigaben, in die Erscheinung treten zu lassen.

Aber wenn demnach die Entwickelung der Organismen die Beimischung von besonderen formbildenden Materien oder die

1) Ueber die besonderen Bedingungen, die einen Stoff im Organismus formbeeinflussend werden lassen, vergl. weiter unten.

Existenz immanenter und persistierender Anlagen im embryonalen Plasma auch nicht gebieterisch fordert, so schließt sie andererseits ihre Mitwirkung doch auch nicht von vornherein kategorisch aus. Bei dem durchaus hypothetischen Charakter ihrer Annahme, für die man sich auf keine empirischen Nachweise berufen kann, ist es natürlich auch schwierig Kriterien thatsächlicher Art für oder gegen ihre Mitwirkung zu finden. Immerhin lassen sich aber einige Anhaltspunkte und Ueberlegungen heranziehen, die ihre prinzipielle Mitwirkung und Existenz durchaus fraglich erscheinen lassen. Gleichgiltig, ob man sich die gesondert präexistierenden „Anlagen" materiell oder strukturell vorstellt, trifft für sie der rechnerische Einwand Nägeli's gegen die Darwin'schen gemmules zu, der in dem Nachweis gipfelt, dass der Raum einer embryonalen Zelle, zumal einer Spermazelle, auch bei weitem nicht ausreicht, um alle unterzubringen, auch wenn sie auf den kleinsten zulässigen Raum, auf die Größe eines Moleküls, beschränkt gedacht werden könnten. Eine andere Schwierigkeit stellen die Missbildungen der Annahme präexistierender Anlagen entgegen, denn sämtliche möglichen Missbildungen müssten dann als präexistierende Anlagen ebenfalls, und zwar neben den normalen, im embryonalen Plasma enthalten sein und auf ihre gelegentliche „Entfaltung" warten. Die konsequente Ueberlegung der Vorgänge auf pathologischem Gebiete dürfte also noch wirksamer als derjenigen des normalen Geschehens die Annahme gesondert präexistierender substantieller oder struktureller Anlagen ad absurdum führen. Selbst auf dem Gebiete der Regeneration, das mit dem der Embryogenese, welches die Hypothese der Anlagen vor allem zeitigte, am nächsten verwandt ist, lassen sich gewichtige Einwände gegen die hypothetischen Anlagen geltend machen. Schon vor 20 Jahren hat Ed. Pflüger[1]) mit allem Nachdruck darauf hingewiesen, daß bei der Regeneration eines amputierten Gliedes die Neubildung nicht aus präexistierenden Keimen entstanden gedacht werden könne. Was aber für präexistierende „Keime" gilt, bleibt ebenso maßgebend wenn man statt dessen „Anlagen" setzt, die im embryonalen Plasma lokalisiert gewesen sein und in der Schaffung des normalen Gliedes aufgegangen, „entfaltet", sein sollen.

Wenn in den folgenden Ausführungen von „embryonaler Substanz", von „embryonalem Plasma" die Rede ist, so sind wir also wohl berechtigt dabei von der Präexistenz gesondert gedachter, präformistischer „Anlagen" abzusehen und den embryonalen Zellen als solchen, in ihrer Totalität, die Macht zuzugestehen, die mor-

1) Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung etc. des Embryos. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXII 1883. S. 65 der S.-A.: „Wenn immer gerade das ersetzt wird, was verloren ging, so ist es klar, dass das wieder neu erzeugte Glied nicht aus einem präexistierenden Keim des Gliedes entstand."

phologischen, histologischen und physiologischen Differenzierungen aus sich selbst heraus, bezw. unter Mitwirkung bestimmter Bedingungskomplexe zu entwickeln[1]) und von Fall zu Fall rein epigenetisch, aus bestimmten Zustandsänderungen der gegebenen Materie, erst auszubilden, wie auch das Wasser die Fähigkeit, die „Anlage“ zu krystallisieren erst unter gewissen Zustandsänderungen, und unter einem Bedingungskomplex gewinnt und ausführt, in dem Temperaturen unter Null von wesentlichster Bedeutung sind.

In diesem ursprünglichen, rein empirischen, von spekulativen Zuthaten freien Sinne wurde die embryonale Substanz bereits von einzelnen Forschern angesehen. Es geschah dies zumal von Sachs, aber wenn auch anfänglich mit allem Nachdruck, so doch nur zeitweise und nicht konsequent. Es gewährt ein ganz besonderes historisch-psychologisches Interesse, die Wandlung der Anschauungen zu verfolgen, die gerade dieser Forscher von der rein empirischen Auffassung der embryonalen Substanz bis zur rein hypothetischen, allerdings nur unter dem Zwange anderer Hypothesen, durchgemacht hat. So betonte Sachs[2]) im Gegensatz zu Weismann's Hypothese von einem, dem somatischen Plasma beigemischten „Keimplasma“ und im Gegensatze zu Nägeli's „Idioplasma“ als einer Abstraktion, einem metaphysischen Begriff, zunächst, dass die embryonale Substanz, wie er sie auffasse, „ein Ding sei, was jeder mit dem Mikroskop Vertraute jederzeit direkt sehen könne[3]), es sei eben die eigenartige Gewebemasse, aus welcher die jüngsten Embryonen und ihre empirisch nachweisbaren Abkömmlinge, die Vegetationspunkte, bestehen . . .“ „das kleinzellige Gewebe mit relativ großen Zellkernen und dem relativ reichen Nucleïngehalt“. Diese Definition hatte aber, in ihrer versuchten Verknüpfung mit der Sachs'schen Lehre von der Kontinuität der embryonalen Substanz, verschiedene schwache Seiten: Wie weit reicht erstens das embryonale Plasma in dem jungen Organ und an welchem Punkte beginnt das somatische? Besteht das embryonale Gewebe der Gefäßkryptogamen nur aus der Scheitelzelle oder aus dieser und Segmenten? Und wieviel Segmente, die doch ganz oder teilweise wieder zu Scheitelzellen der Seitenorgane werden können, gehören dazu? Wenn es aber keine prinzipielle scharfe Grenze zwischen embryonalem und soma-

1) O. Hertwig's Biogenesis räumt zwar äußeren und inneren Einwirkungen eine bestimmende Rolle in der ontogenetischen Entwickelung ein, seine Artzelle erscheint aber dabei doch beherrscht von dem in ihrem Kern gesondert gedachten Idioplasma.

2) Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl. 1887. S. 834—35 und Naturwiss. Rundschau 1886. Nr. 5 S. 33. Ges. Abhandl. 2. Bd. S. 1230.

3) Die hier durch gesperrten Druck hervorgehobenen Worte sind bei Sachs nicht äußerlich betont.

tischem Gewebe giebt, wo bleibt da die, der Kontinuitätslehre doch zu Grunde liegende und sie bedingende Annahme eines wesentlichen Unterschieds zwischen ihnen?

Es waren aber nicht die hier angedeuteten Ueberlegungen und Schwierigkeiten, die Sachs bewogen haben die oben citierte empirische Definition der embryonalen Substanz thatsächlich wieder aufzugeben, sondern die Erscheinungen der Regeneration und der echten Adventivbildungen überhaupt. Wenn es auch in vielen Fällen nur ruhende Herde embryonaler Gewebe (sog. schlafende Knospen), die „Organreserven" Göbels[1]) sind, die sich von thätigen Vegetationspunkten direkt ableitend, bei ihrem späteren Erwachen zur Weiterentwickelung als „adventiv" erscheinen, so entstehen doch in nicht seltenen Fällen zweifellos neue Vegetationspunkte, neue Herde embryonaler Substanz aus bereits somatisch differenziertem Gewebe[2]). Von einer Kontinuität der mikroskopisch sichtbaren embryonalen Substanz kann in solchen Fällen, auf die auch Weismann[3]) hingewiesen hatte, keine Rede sein und so kommt Sachs zu der Schlussfolgerung: „Es muss also in der Pflanze unter Umständen an gewissen Punkten des Dauergewebes embryonale Substanz, unabhängig von vorhandenen Vegetationspunkten, entstehen, die geeignet ist, neue Vegetationspunkte zu erzeugen"[4]). In Anlehnung an seine Hypothese von Stoff und Form schließt Sachs dann weiter, dass es sich dabei nicht einfach um das Plasma an sich, auch nicht um die mikrochemisch nachweisbaren Stoffe wie Kohlehydrate, Eiweißstoffe und Fette handeln könne, dass es sich vielleicht um „sehr kleine Quantitäten noch unbekannter Substanz" handelt, welche erst ihrerseits jene plastischen Substanzen zur Ansammlung an bestimmten Punkten, nämlich in den Vegetationspunkten, veranlassen[5]). Die besonders qualifizierte chemische Verbindung, durch welche die besondere Natur der Vegetationspunkte im Gegensatz zu den älteren, schon entwickelten Organen bestimmt wird, ist aber nach Sachs' Ueberzeugung das Nucleïn bezw. die Nucleïne, denn für die verschiedenen Organformen nimmt Sachs ja spezifisch verschiedene formbildende Substanzen als Beimischung des Plasmas an. So giebt es für ihn Spross- und Wurzel-Nucleïn und beide denkt er sich in der Weise voneinander abweichend, wie etwa die Rechtsweinsäure von der Linksweinsäure oder wie rechtsdrehenden von linksdrehendem Zucker[6]). Sachs

1) Göbel, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1902. S. 387.
2) Betreffs Adventivbildungen vgl. Göbel l. c. S. 388.
3) Weismann, Zur Annahme einer Kontinuität des Keimplasmas. Ber. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. I. 1886 S. 89.
4) Sachs, Ges. Abhandl. l. c. S. 1226.
5) Ges. Abhandl. 2. Bd. S. 1227.
6) l. c. S. 1229—30.

ist an der Hand dieser Ueberlegungen und der benutzten Hilfsvorstellungen thatsächlich zu den Anschauungen jener zahlreichen Biologen übergegangen, die in sehr geringen Mengen beigemischter Substanzen das bestimmende Moment der morphogenen Vorgänge erblickten. Ob man jene materia rectrix „Anlagen“ oder „Keimplasma“ „Idioplasma“ oder „Nuclein“ nennt, kommt in der betreffenden Hypothese auf dasselbe hinaus und es macht in dieser Beziehung keinen Unterschied, dass die Nucleïne wirklich nachweisbare Kernstoffe sind. Trotz anfänglicher nachdrücklicher Betonung des sichtbaren plasmatischen und cellulären Charakters seiner embryonalen Substanz im Gegensatz zu dem hypothetisch geforderten unsichtbaren Keimplasma und Idioplasma, sah sich Sachs schließlich doch —, allerdings erst unter dem Drucke seiner Hypothese von der Kontinuität der embryonalen Substanz und seiner Hypothese von Stoff und Form — zu ganz ähnlichen Annahmen wie Weismann gedrängt, ein Zeichen dafür, wie tief der zu formbedingenden Beimengungen hinführende Gedankengang im Raisonnement der damaligen biologischen Anschauungen sich eingelebt hatte.

Sachs unterschied dann später scharf zwischen „embryonalem Gewebe“ und „embryonaler Substanz“. In seinem wissenschaftlichen Nachlass[1]) finden sich u. a. einige Blätter mit Notizen in Form kurzer Leitsätze als Vormerke bezw. als Disposition zu einer für die „Flora“ bestimmten Notiz XI (X) mit der Ueberschrift: „Die Bedeutung der Vegetationspunkte und der embryonalen Substanz für die Gestaltungsprozesse im Pflanzenreich.“ Auf die Wiedergabe derjenigen Sätze, die sich behufs einer übersichtlichen Darstellung auf Bekanntes oder auf früher Publiziertes beziehen, kann hier füglich verzichtet werden; es sollen nur die Sätze wiedergegeben werden, welche als neu die strenge Unterscheidung zwischen embryonalem Gewebe und embryonaler Substanz hervorheben.

. . . „Aeußerlichkeiten:

a) Embryonale Substanz bei Pflanzen ohne Vegetationspunkte.

b) Sonderung in embryonale Gewebe und Vegetationspunkte“.

1) Leider ist es mir nicht möglich gewesen aus dem Nachlasse eine dem Andenken meines verehrten Lehrers würdige Publikation zusammenzustellen. Neben einigen noch von Sachs publizierten, oder aber unvollendeten und jedenfalls absichtlich zurückgehaltenen und bei Seite gelegten Aufzeichnungen älteren Datums, mit deren Publikation den Absichten des Verf. jedenfalls nicht gedient wäre, finden sich nur Blätter mit Notizen, Bemerkungen und Auszügen zu den von Sachs projektierten „Prinzipien der organischen Gestaltung“ und einigen Ansätzen zu deren Ausarbeitung. Da der wesentliche Inhalt dieser Blätter noch von Sachs selbst in den Physiologischen Notizen der „Flora“ publiziert wurde, könnte die Bearbeitung und Publikation des in jenen Blättern enthaltenen reichen Materials von meiner Hand dagegen nur weit zurückstehen. Gern ergreife ich aber hier die Gelegenheit Sachs' leider auch nur aphoristisch hinterlassene Anschauungen über embryonale Substanz der Oeffentlichkeit zuzuführen.

„Woran erkennt man embryonales Gewebe?

Fähigkeit:

a) neue Gestaltung einzuleiten mit oder ohne Individuenbildung.

b) Unterschied von embryonaler Substanz und embryonalem Gewebe.

c) Größe und Masse der Kerne im embryonalen Gewebe.“

„Pflanzen ohne Vegetationspunkte sind im allgemeinen einzellige Pflanzen, vor allem die Konjugaten (inkl. Bazillen); auch die Fäden dieser Pflanzen haben keine Basis und keine Spitze, also auch keinen Vegetationspunkt, weil jede Zelle der anderen gleicht und da jede fortpflanzungsfähig ist, muss jede auch embryonale Substanz* [1]) enthalten“.

„Was embryonales Gewebe ist, sieht man; was embryonale Substanz ist, sieht man nicht unmittelbar, man muss ihre Existenz aus den Wachstumsvorgängen folgern*“. „Bei Kryptogamen, Moosen zumal, kann jede Zelle embryonale Substanz enthalten, auch mitten im somatischen Gewebe*“.

„Embryonales Gewebe wächst als Ganzes, daher Leitlinien; somatisches Gewebe wird durch selbständiges Wachstum der Zellen gebildet; diese sterben.“

„Bedeutung der Vegetationspunkte als morphologische Thatkraft.“ ...

Es ist von besonderem Interesse, dass in diesem Entwurf, der vermutlich aus dem Jahre 1896, vielleicht auch aus dem Anfang des Jahres 1897 stammt [2]), von der Rolle des Nucleïns nicht mehr die Rede ist. Das Wort Nucleïn kommt in dem ganzen Entwurf auch nicht einmal mehr vor. Die „embryonale Substanz“ ist völlig hypothetisch geworden, ein unbestimmtes Etwas, das man im Gegensatz zu embryonalen Geweben nicht sieht, dessen Vorhandensein sich nur aus den beobachteten Wachstumsvorgängen folgern lässt. Dementsprechend findet sich auf dem Sachs'schen Entwurf neben der Ueberschrift der Vermerk: Einleitung historisch ... Keine Definition*.

Wenn auch Sachs eine bestimmte Begriffsdefinition für embryonale Substanz vermied, so deutet doch seine Annahme, dass dieselbe sich nicht nur in embryonalem Gewebe, sondern bei gewissen Pflanzen sich auch in somatischem vorfinde, und das Beispiel der Konjugaten und Bakterien darauf hin, dass Sachs eine Substanz im Sinne hatte, welche die Teilungsfähigkeit bezw. die Fort-

---

1) Die * bezeichnen auch in der Folge nur hier, nicht auch im Original, äußerlich hervorgehobene Stellen.

2) Datiert ist er nicht.

pflanzung bedingt oder als eine Art Enzym die Teilung katalytisch in die Wege leitet.

Mit der hinterlassenen Auffassung Sachs' stimmt diejenige, die Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie [1]) vertritt, nahezu überein, wenn er (S. 205) betont, dass der embryonale Charakter nicht mit Sicherheit aus dem mikroskopischen Bilde, sondern (S. 178) nur aus der Reproduktionsthätigkeit beurteilt werden könne, dass er nachweislich manchen Zellen zukomme, die das Aussehen von somatischen Zellen angenommen haben. „So lange aber die Zelle (auch die somatische) aus sich, sei es direkt oder erst nach Vorarbeiten und Ueberwindung von Hemmnissen und Schwierigkeiten den Gesamtorganismus zu erzeugen vermag, ist potentiell die Gesamtbefähigung, also das gesamte unerlässliche Idioplasma (Keimplasma, Erbmasse) in ihr vorhanden" (S. 176). Wie Pfeffer die Ausdrücke „Keimplasma", „Erbmasse", „Idioplasma" verstanden haben will, darüber ist bei der vergleichenden Lektüre der Kapitel, in denen er auf die embryonalen Zellen und Gewebe zurückkommt, nicht leicht ins Klare zu kommen. So spricht Pfeffer S. 176 vom Keimplasma einmal als dem „allseitig befähigten Protoplasten", dagegen S. 179 von allseitig befähigten Zellen, in denen der Protoplast und in diesem* das Idioplasma (Erbmasse, Keimplasma) je nach Umständen modifiziert werden. Im nächsten Satze spricht sich Pfeffer aber bestimmt gegen die dualistische Ansicht von Weismann aus, die zwei besondere Plasmamassen annimmt, von denen die eine speziell die Erbmasse zu erhalten, die andere das Wachstum und die übrigen vegetativen Leistungen zu vollbringen hat. S. 169 ist dagegen wieder die Rede von einer reparablen Verschiebung des „eigentlichen Keimplasmas" in bis zu einem gewissen Grade bereits einseitig ausgebildeten Zellen. Weiter spricht Pfeffer dann auch noch von der „fortbildungsfähigen, d. h. der embryonalen Substanz des Keimplasmas", so S. 5: „In allen Fällen aber folgt aus der empirischen Erfahrung, dass jedes Lebewesen von Seinesgleichen abstammt, dass die Kontinuität der fortbildungsfähigen, d. h. der embryonalen Substanz des Keimplasmas für die Erhaltung des Lebendigen unerlässlich ist, oder mit anderen Worten ausgedrückt, dass die konsekutiven Generationen durch die embryonale Substanz zu einem einheitlichen, sich rhytmisch wiederholenden Lebensprozess verknüpft sind" [2]).

An wieder anderen Stellen (u. a. S. 6) ist statt von embryonaler Substanz vom „embryonalen Zustand" des Protoplasten die Rede.

Die Verschiedenheit der herangezogenen, unvermittelt wechseln-

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Zweite Aufl. 2. Bd. Erste Hälfte. 1901.

2) Auch auf S. 287 wird noch einmal die Kontinuität der embryonalen Substanz als die unerläßliche Voraussetzung für die Erhaltung der Art betont.

den Vorstellungen und Auffassungen lässt wohl nur den Schluss zu, dass Pfeffer es für seine Darstellung nicht als erforderlich ansah, eine bestimmte Entscheidung in dieser theoretischen Frage zu treffen.

Bezüglich der praktischen Anwendung und Vergebung der Begriffe „embryonal“ und „somatisch“ ist für Pfeffer die Reproduktionsfähigkeit allein ausschlaggebend, und so nennt er embryonal alle Zellen, die zur Reproduktion (normaler oder anormaler Weise) befähigt sind und somatisch alle diejenigen, von denen eine solche Fähigkeit bisher unter keinen Umständen bekannt wurde. Unter besonderen Verhältnissen könnten sich immerhin auch diese, heute als somatisch bezeichneten Zellen noch als embryonal herausstellen. Für Pfeffer besteht, der Definition gemäß, der ganze große Vegetationskörper einer Caulerpa aus embryonalem Plasma; ebenso besitzt der ganze Protoplast einer reichverzweigten *Vaucheria* oder einer *Mucorinee* in allen seinen Teilen embryonalen Charakter. Aber auch eine *Marchantia* gehört, ebenso wie ein *Bacillus* u. a. zu seinen „Asomatophyten“, da nach Vöchting's bekannten Untersuchungen[1]) jede Zelle dieses Lebermooses die Fähigkeit zu totaler Regeneration bezw. Reproduktion behält. Wenn aber jeder Thalluszelle von *Marchantia*, jeder Zone einer *Caulerpa* oder eines *Mucor* der embryonale Zustand zuerkannt wird, dann entsteht die Schwierigkeit, dass zwischen den morphogen thätigen embryonalen Vegetationspunkten dieser Pflanzen und ihren ausgewachsenen, somatisch thätigen Teilen der thatsächlich vorhandene Gegensatz in der Bezeichnung nicht zum Ausdrucke gelangt. Andernteils ergiebt sich bei der konsequenten Durchführung jener Definition ein Widerspruch mit der von Pfeffer an anderer Stelle (S. 4) gegebenen, wonach somatisch gleichbedeutend mit ausgewachsen, embryonal mit wachstumsthätig ist. Auch können die ausgewachsenen Thallusteile jener Pflanzen nicht mehr als „indifferente, neutrale Anlagen“ gelten, als welche die embryonalen (S. 170/171) gekennzeichnet werden, sie präsentieren sich vielmehr, der daselbst gegebenen Definition gemäß, als solche, denen ein bestimmter Charakter aufgedrängt ist, die charakterisiert und bestimmt determiniert sind, was als maßgebend für postembryonale, somatische Teile angeführt wird.

Wenngleich auch der Grundsatz, alles das embryonal zu nennen, was die Totalbefähigung zur Reproduktion bewahrt, formell einwandfrei ist, so stößt doch der Versuch seiner praktischen Durchführung an konkreten Beispielen, wie man sieht, alsbald auf erhebliche Schwierigkeiten.

1) H. Vöchting, Ueber die Regeneration der Marchantieen. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. Bd. 1885, S. 367ff.

Diese Schwierigkeiten verschwinden, wenn man nicht darauf besteht zu sagen die ausgewachsenen Teile einer *Marchantia* oder einer *Caulerpa* sind embryonal, sondern, der unbefangenen Wahrnehmung folgend, sagt, sie sind zwar somatisch, aber befähigt unter bestimmten Umständen, bei geeignet verändertem Bedingungskomplex, wieder embryonal zu werden. Diese Befähigung käme dann manchen Pflanzen mehr, anderen weniger zu; sie wäre in den mannigfaltigsten Abstufungen im Pflanzenreich verwirklicht. In diesem Sinne fassen u. a. Göbel und Reinke die Beziehungen zwischen embryonalen und somatischen Teilen des Pflanzenkörpers auf, Beziehungen, die danach nicht in fixen potentiellen Gegensätzen, sondern in wandelbaren funktionellen Modifikationen ihren Ausdruck finden. Es ist aber klar, dass damit die viel erörterte und fast durchweg anerkannte Forderung einer Kontinuität der embryonalen Substanz ihre grundsätzliche Bedeutung verliert und an ihre Stelle die selbstverständliche Forderung der Kontinuität der lebendigen Substanz tritt.

Göbel hat seine diesbezügliche Auffassung in seiner Arbeit über „Regeneration im Pflanzenreich"[1]) (S. 486) in einige Sätze, wie folgt, zusammengefasst:

1. Die Zellen des embryonalen Gewebes sind alle „äquipotentiell" oder gleichartig, sie werden erst allmählich voneinander verschieden.

2. Die „somatischen Zellen" sind embryonale Zellen, die gewissermaßen inkrustiert[2]) sind, d. h. es ist zu dem in den embryonalen Zellen vorhandenen noch etwas gekommen, das ihnen ihren charakteristischen Stempel aufdrückt. Die „Inkrustation" kann aber bei vielen Pflanzen, namentlich wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden, die Zelle wird dann wieder embryonal.

3. Auch das embryonale Gewebe selbst aber erfährt im Verlaufe der Entwickelung dadurch, dass es von den älteren Teilen her beeinflusst wird, eine Veränderung, es reagiert infolgedessen bei älteren Pflanzen meist anders als bei jüngeren.

4. Daraus folgt, dass auch das „Dauergewebe" bei Keimpflanzen (das sich ja vom embryonalen Gewebe ableitet) ein anderes ist als später, das in ihm vorhandene „Keimplasma" ist ja von der durch die anderen Organe bei älteren Pflanzen erfolgenden Beeinflussung noch frei, es ist die „Inkrustation" noch eine geringere, die Rückkehr zum embryonalen Gewebe eine leichtere.

---

1) Göbel, Biolog. Centralbl. Bd. XXII, 1902, S. 385, 417, 481.

2) Göbel betont in einer Anmerkung dazu, dass dieser Ausdruck natürlich nur bildlich gemeint sei; am meisten entspräche er der Wirklichkeit, wenn, wie Crüger (Bot. Ztg. 1860, S. 370) beschreibt, Zellen mit schon verdickter Zellwand, wenn sie durch Verwundung zur Rückkehr in den embryonalen Zustand veranlasst werden, die Verdickungsschichten wieder auflösen.

Die auch schon von Hensen[1]) zur bildlichen Erläuterung herangezogene Vorstellung der nachträglichen „Inkrustation" des embryonalen Plasmas lässt das letztere einfach als das ursprünglichere erscheinen, und zwar in seiner Totalität als das „Keimplasma" in seiner ursprünglichen Reinheit, zu dem während des Somatischwerdens „etwas hinzukommt", während bei dem Wiederembryonalwerden etwas weggenommen (die „Inkrustation" aufgelöst) wird. Es ist das ein bemerkenswerter Gegensatz gegenüber den erwähnten früheren Auffassungen, die sich gerade im embryonalen Plasma gewisse Beimischungen und Zusätze enthalten und angehäuft dachten, um dessen besondere Eigenschaften gegenüber dem somatischen Plasma verständlich erscheinen zu lassen. Bei Göbel ist also im Grunde genommen jedes Plasma Keimplasma, das, nachdem es sich unter Umständen nur der somatischen Inkrustation entledigt hat, wieder zu embryonaler Thätigkeit zurückkehren kann, denn nur in diesem embryonalen Zustande ist es zu morphogener Thätigkeit befähigt[2]).

Reinke hat bereits in seiner Bearbeitung der Gattung *Caulerpa*[3]) mit aller Bestimmtheit darauf hingewiesen, dass bei dieser Siphonee das somatische Plasma fast mit derselben Häufigkeit und Leichtigkeit in embryonales sich zurückverwandle, wie embryonales in somatisches übergehe. Er betonte (S. 92), dass der Vorgang rhythmischer Diskontinuität, wie er bei der regenerativen Fortpflanzung der *Caulerpa* in der Verwandlung und Rückverwandlung beider Arten von Protoplasma sich vollziehe, unvereinbar sei mit der Lehre von der Kontinuität der embryonalen Substanz. An jeder Stelle des somatisch differenzierten Protoplasten können, auf den Reiz der Zerstückelung hin, echte adventive Vegetationspunkte durch Embryonalwerden des somatischen Plasmas entstehen: „Potentia wohnt also die Fähigkeit, sämtliche Organe der betreffenden Art hervorzubringen in jedem Teil des Zellenleibes einer *Caulerpa*. Im Prinzip fehlt in der Organisation von *Caulerpa* jede Lokalisation der gestaltbildenden Fähigkeit. Dadurch vermindert sich sehr der Gegensatz von embryonalem und somatischem Plasma. Es stehen nicht nur die Vegetationspunkte unter der

---

1) Hensen (Physiol. d. Zeugung in Hermann's Handbuch der Physiologie Leipzig 1881) erwähnt, dass bei der Befruchtung „durch die Kontraktion Schlacken inkrustierender Materie entfernt, zu lockere Mischungen dadurch inniger gemacht" werden. Auch Sachs spricht in seinen hinterlassenen Notizen von einer durch verschiedene Abscheidungen bewirkten „Reinigung" der Sexualzellen vor dem Uebergang in den reifen embryonalen Zustand.

2) Auf die in den Sätzen 3 und 4 erwähnten Eigenschaftsänderungen der embryonalen Substanz kann erst weiter unten näher eingegangen werden.

3) J. Reinke, Ueber *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeresorganismen. Wiss. Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Unters. d. deutschen Meere etc. Abtlg. Kiel. Neue Folge, Bd. 5, Heft 1, Kiel 1899.

Herrschaft des spezifischen Vererbungsimpulses, sondern auch jede beliebige Stelle eines alten Blattes oder Rhizoms. Die hier als Adventivbildung entstandenen neuen Vegetationspunkte bilden keine unmittelbare Fortsetzung des embryonalen Plasmas der Mutterpflanze, das in deren Vegetationspunkten gegeben ist, sondern sind durch den auslösenden Reiz aus dem somatischen Plasma erzeugt worden[1])."

Stimmt Göbel mit Reinke bezüglich der Wechselbeziehungen zwischen dem embryonalen und somatischen Zustande des Plasmas überein, so nimmt Reinke insofern eine von allen früher genannten Forschern durchaus abweichende Stellung in der Frage ein, als er die spezifischen Eigenschaften und Fähigkeiten der embryonalen bezw. somatischen Teile in der Hauptsache nicht auf stoffliche, sondern auf dynamische Grundlagen zurückführt. Es sind aber keine Energieen in physikalischem Sinne, welche hier maßgebend sind, sondern „Kräfte zweiter Hand", Einwirkungen bezw. Einrichtungen, welche die entwickelte oder von außen aufgenommene Energie in gewisse Bahnen lenken und so zu bestimmten Leistungen zwingen. Diese, das Walten der Energieen beherrschenden und in den Dienst des Lebens zwingenden Faktoren, die uns zwar im einzelnen unbekannt sind, deren Vorhandensein aber wohl über allem Zweifel feststeht, nennt Reinke Dominanten. Von ihnen hängt sowohl die spezifische Art jeder Reizreaktion wie auch die Selbstregulation des Organismus ab. Die im Protoplasma gegebenen Dominanten bedingen nach Reinke nicht nur die besondere Bethätigung des embryonalen im Gegensatz zu dem somatischen Plasma, sondern sind durch ihre ontogenetisch oder phylogenetisch entwickelten Besonderheiten auch ausschlaggebend für die charakteristischen Verschiedenheiten der Individuen, Arten, Gattungen etc. untereinander; dies sind sie nach Reinke in einem Maße, dass beispielsweise die verschiedenen Arten von *Caulerpa* auf Grund ihrer Speziesdominanten vielleicht „trotz möglicher chemischer Identität der sie zusammensetzenden chemischen Verbindungen" gesondert existieren"[2]).

Die im Geiste früherer Anschauungen durchweg dominierenden stofflichen Ursachen und Verschiedenheiten haben bei Reinke ihre maßgebende Bedeutung total eingebüßt und sind gegenüber den Dominanten[3]) zu ganz nebensächlicher Bedeutung, zu sekundären Erscheinungen herabgesetzt worden, denn die stoffliche Verschiedenheit erscheint erst als Folge verschiedener Dominanten-Thätigkeit.

1) Reinke l. c. S. 85.
2) Ueber *Caulerpa* S. 92.
3) Die sich Reinke, wie erwähnt, als Kräfte zweiter Hand, als dynamische Faktoren vorstellt.

Göbel gibt über den Ursprung seiner Inkrustationsmaterie und über den Grund, dass diese nur die somatischen, nicht auch die embryonalen Gewebe inkrustiert, keine weitere Erklärung; er hält sich ausschließlich an die Beobachtungsthatsache der stofflichen bezw. histologischen Verschiedenheit; seine Auffassung steht somit, bei der bloßen Betonung des empirischen Befundes, in keinem kausalen Gegensatz zu Reinke, wie es bei den früheren Stoffhypothesen der Fall ist. Die Reinke'sche Dominantenlehre dringt insofern nur tiefer in das Problem ein, als sie die stoffliche Verschiedenheit des embryonalen und somatischen Plasmas auf die Dominanten desselben zurückführt.

Gegenüber der früher üblichen einseitigen Betonung des rein materiellen Faktors, der stofflichen Verschiedenheit, lässt sich, wie mir scheint, auch eine ganze Reihe von Thatsachen geltend machen, welche den Dominanten die ausschlaggebende Bedeutung zuspricht. Es sei nur auf deren zwei, allgemeineren Charakters, hier verwiesen: Die große Uebereinstimmung analoger bezw. homologer[1]) Organisationen bei den verschiedensten Pflanzen-Gattungen -Familien, -Ordnungen und -Reihen einerseits, und die außerordentliche morphologische und funktionelle Verschiedenheit unter den Gliedern eines und desselben Pflanzenindividuums. Blatt- und Stammorgane, auch Wurzeln der allerverschiedensten Pflanzen weisen im wesentlichen analogen Bau und Funktionen, oft eine bis zum Verwechseln ähnliche Gestalt, bei unzweifelhaft großer Verschiedenheit der stofflichen Grundlage auf. Wenn andrerseits das Plasma eines und desselben Individuums (bei den „Nichtcellulären" also einer und derselben Zelle) hier Wurzeln, dort Blätter oder Sexualorgane formt und spezifisch belebt, so zeigt sich darin trotz gleicher stofflich-plasmatischer Grundlage die Möglichkeit einer außerordentlichen morphologischen und physiologischen Verschiedenheit. Denn dass trotz sekundärer stofflicher Verschiedenheiten, wie des Chlorophylls und seiner Erzeugnisse in den Blättern, der Farbstoffe und Düfte der Blüten, der Ausscheidungen der Wurzeln u. dergl., das Plasma aller dieser Organe im wesentlichen dasselbe geblieben, beweist doch der Umstand, dass aus Adventivbildungen an Blättern, Wurzeln und Stengeln die gleichen Nachkommen gebildet werden

1) Vgl. dazu O. Hertwig, Zelle und Gewebe II, 1898, S. 274 und Experiment. Entwickelungsgeschichte, Einleitung. J. Sachs über habituellen Parallelismus etc. in Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen. Flora 1896 und Physiol. Notizen v. J. Sachs, herausgegeben v. K. Göbel, Marburg 1898, S. 144ff. E. Strasburger über phytotypische, pantypische Homologien etc. in: Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 37. Bd., 1902, S. 522ff. J. Reinke, Studien zur vgl. Entwickelungsgeschichte der Laminariaceen, Kiel 1903, S. 50.

wie aus den Sexualorganen der Blüten[1]). So finden sich also bei gleichem Plasma, gleicher lebendiger Materie, die verschiedensten Organisationsfähigkeiten, wie bei verschiedenartigstem Plasma eine wesentlich gleiche Organisation verwirklicht. Der Organismus vermag also mit gleichem Material Verschiedenes oder mit verschiedenem Material Gleiches bezw. Aehnliches zu stande zu bringen, so wie es uns z. B. möglich ist aus gleichem Material, etwa aus Eisen oder aus Messing, Maschinen mit verschiedenartigen Leistungen, oder aber aus verschiedenartigen Stoffen gleichartige Maschinen herzustellen. Uhren können aus Messing, Stahl, Platin, Holz, Glas, Elfenbein, Ebonit, Eis, oder einem beliebigen anderen verfügbaren, unter den gegebenen Umständen geeigneten Material gebaut werden; wenn nur ihre „Dominanten“ gleich sind, werden sie trotz größtmöglicher Verschiedenheit ihrer stofflichen Grundlage neben einer identischen Form einen vollkommen identischen Gang aufweisen. Die Notwendigkeit „geeignetes“ Material zu verwenden deutet aber schon bei Maschinen genugsam darauf hin, dass die stoffliche Unterlage doch nicht etwa ganz gleichgültig ist. Im Lebensgetriebe der Organismen, das zu der stofflichen Beschaffenheit der Umgebung wie der des eigenen Körpers in den mannigfaltigsten und intimsten Beziehungen steht, hat dieselbe schon aus regulatorischen und ökologischen neben physiologischen Gründen natürlich eine viel weitergehende Bedeutung; man denke allein an die Unentbehrlichkeit einzelner und an die Entbehrlichkeit anderer Nährstoffe, an Chemotropismus bezw. Chemotaxis auslösende und an die, das Wachstum, die Fortpflanzung[2]) oder Deformationen beeinflussenden Stoffe. Derartige auffällige Einwirkungen, welche die An- und Abwesenheit, oder auch der Konzentrationsgrad mancher Substanzen mit sich bringen und auf das Lebensgetriebe unter Umständen auszuüben vermögen, trugen jedenfalls die Hauptschuld an der einseitigen Ueberschätzung der „Stoffe“ als solcher, wie sie schließlich auch als „substantia ex machina“ in den mannigfaltigsten Vererbungs- und Gestaltungshypothesen uns begegneten.

(Fortsetzung folgt.)

1) Dasselbe zeigt sich bei tierischen Regenerationen, wie beispielsweise in der bekannten Neubildung der Linse aus dem Irisrande junger Tritonen u. dergl.

2) Vgl. dazu besonders Klebs, Biol. Centralbl. 1889, S. 609ff. und: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, S. 1, Bd. 33. S. 71, Bd. 35, S. 1, sowie die Angaben von Loeb, Winkler u. a. über Parthenogenetische Entwickelungstimulierende Reize. Bezügl. kritischer Bemerkungen über formbildende Stoffe, vgl. man auch Vöchting Physiologie der Knollengewächse, Jahrb. f. wiss. Bot., 1899, Bd. 34, S. 1 ff. (S. 106, 137). Driesch, Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. v. Merkel und Bonnet, XI. Bd. 1901. Wiesbaden 1902, S. 872 und die dort citierte Litteratur.

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Schluss.)

10. *Xenogaster inflata* Wasm. (Fig. 23 u. 24).

Diese interessante physogastre Aleocharine lebt in Südbrasilien (S. Catarina) in Gesellschaft von *Eutermes arenarius* Bates subsp. *fulviceps* Silv. und wurde mir von Herrn J. P. Schmalz aus mehreren Nestern jener Termite zugesandt. Ueber ihre Lebensweise habe ich kürzlich einige Beobachtungen von Schmalz mitgeteilt[1]). Sie lebt im Centrum der Nester, besonders in der königlichen Zelle, wo sie in Gesellschaft der Königin gefunden wurde. Den dicken Hinterleib trägt *Xenogaster* fast immer hochaufgerichtet, so dass er den Vorderkörper fast bedeckt. Bei *Xenogaster nigricollis* und den verwandten Gattungen *Termitoiceus*, *Termitozophilus* und *Termitosius* Silv. beobachtete Silvestri[2]), dass diese Tiere mit ihrem aufgebogenen Hinterleibe die Termitenarbeiter häufig berühren und „liebkosen", während letztere die Aleocharinen ihrerseits beleckend putzen. Die Fütterung dieser Gäste aus dem Munde der Wirte konnte Silvestri nicht direkt konstatieren, sie folgt jedoch aus der Zungenbildung und der Physogastrie dieser Tiere indirekt.

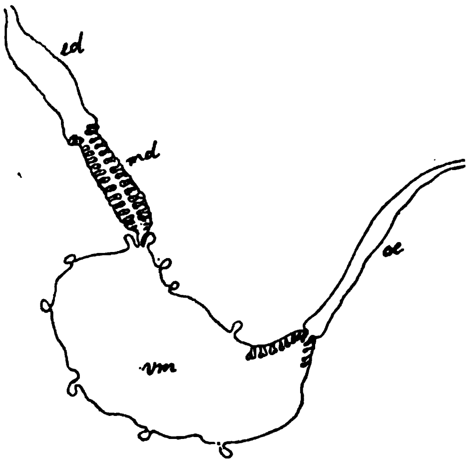
Bisher habe ich vollständige Schnittserien von vier Weibchen und drei Männchen von *Xenogaster inflata* gemacht. Aus ihnen ergiebt sich, dass die Physogastrie bei beiden Geschlechtern in gleich hohem Grade entwickelt ist und auf der Hypertrophie des Fettkörpers und der Sexualdrüsen beruht, sowie (bei den jüngeren Individuen) auf der mächtigen kropfartigen Erweiterung des Vormagens. Bei einem älteren Weibchen füllen zwei riesige, fast kugelförmige Eier, von vorne nach hinten dicht nebeneinander liegend, den größten Teil der Hinterleibshöhle aus, so dass der Darm an die Rückenwand des Körpers dicht unter das stark entwickelte Vas dorsale zu liegen kommt. Bei einem älteren Männchen bilden die Hoden umfangreiche, mehrfach gewundene Schläuche, welche den Darm ebenfalls nach oben drängen, obwohl nicht so weit wie beim Weibchen. Auch der in den Hinterleib zurückgezogene Penis ist von relativ sehr bedeutender Größe. Bei den jüngeren Weibchen und Männchen, deren Eier resp. Hoden noch nicht so groß sind, erweitert sich der Darmkanal unmittelbar hinter

1) Species novae insectorum termitophilorum ex America meridionali (Tijdschr. v. Entom. XLV. 1902) p. 97.

2) Note preliminari sui Termitidi e termitofili sudamericani (Boll. Mus. Torino XVII. 1902 n° 419) p. 26.

dem Thorax, wo der Oesophagus mit einer beiderseits nach innen vorspringenden Falte schließt, zu einem mächtigen, kugelförmigen Vormagen, der innen mit resorbierenden Drüsen und außen mit ziemlich spärlichen, kurzen Divertikeln besetzt ist (vgl. Fig. 23) und oft die ganze vordere Hälfte des Hinterleibes ausfüllt, bis er in den kurzen, stark quergefalteten (innen dicht mit resorbierenden Drüsen besetzten) Mitteldarm übergeht, der ebenso wie der folgende Enddarm in gerader Linie in der Dorsalregion der Medianebene des Hinterleibes verläuft. Den Inhalt des Vormagens bildet eine äußerst feinkörnige, eosinophile Masse, die an den sekundären Dotter der Aphiden (Will) erinnert und wahrscheinlich den von den Ter-

Fig. 23.



Darmtraktus eines jungen Exemplars von *Xenogaster inflata* (38:1).
oe = Oesophagus; *vm* = Vormagen; *md* = Mitteldarm;
ed = Enddarm.

mitenarbeitern an die Gäste verfütterten Nahrungssaft der Speicheldrüsensekrete der Wirte darstellt. Der vordere und hintere Teil des Darmkanals von *Xenogaster* verläuft (bei den jüngeren Individuen) so schnurgerade, dass man gelegentlich auf einem einzigen medianen Sagittalschnitte (von 10 μ Dicke) den ganzen Darmtraktus übersehen kann (vgl. Fig. 23). Die Entwickelung des Vormagens bei den jungen *Xenogaster* ist eine so mächtige, dass man dieselben fast als lebende Futtertöpfe bezeichnen könnte, und es bleibt zu erwägen, ob dieselben im Haushalte der Termiten nicht vielleicht auch eine entsprechende Rolle spielen wie die zu „Honigtöpfen" herangezüchtete Arbeiterform von *Myrmecocystus melliger* und anderen „Honigameisen". Wegen seiner dünnen Wand und den nur spärlichen Drüsen des Wandepithels scheint der „Vormagen" von

Xenogaster funktionell mehr ein Reservoir der Nahrungsflüssigkeit (Kropf) als ein Verdauungsorgan derselben darzustellen.

Da nur ein einziges älteres Weibchen vorlag, das leider einer schon vor vielen Jahren erhaltenen Sendung angehörte und nicht so gut konserviert war, wie die Exemplare der späteren Sendungen, kann ich über die Viviparität[1]) von *Xenogaster* hier nur folgendes angeben. Von den beiden sehr großen Eiern ist das kaudalwärts gelegene, also am weitesten entwickelte, nicht größer, sondern etwas kleiner als das andere, welches die vordere Hälfte des Hinterleibes einnimmt. Die geringere Größe des älteren Eies kommt daher, dass es, wie man an den Sagittalschnitten verfolgen kann, lateralwärts an einer bestimmten Stelle sein Chorion verliert und daselbst an das Follikelepithel des Ovariums angewachsen ist; hier zeigt sich eine mehrschichtige Zone von Blastoderm(?)-Zellen, die sich in das Ei vorwölbt und den Dotter desselben an sich zu ziehen scheint, so dass das Ei hier gleichsam zusammenschrumpft. Ob wir es hier mit einer wirklichen Embryonalbildung zu thun haben, müssen spätere Untersuchungen an anderen, wo möglich noch älteren, Individuen zeigen.

Im folgenden sollen nur noch einige Resultate über das Exsudatgewebe und die Exsudatorgane von *Xenogaster* gegeben werden.

Als eigentliches, direktes Exsudatgewebe dient bei *Xenogaster* (ähnlich wie bei den *Orthogonius*-Larven, bei *Termitoxenia* und bei anderen physogastren Termitophilen mit vorwiegend membranösem Hinterleib) das Blutgewebe im engsten Sinne; da dieses jedoch ein Derivat des Fettgewebes ist, welches als Blutbildungsgewebe funktioniert, kann man auch das Fettgewebe als indirektes Exsudatgewebe von *Xenogaster* bezeichnen.

Das Fettgewebe (vgl. Fig. 24, *f*) bildet bei beiden Geschlechtern von *Xenogaster* eine mächtige periphere Schicht im Hinterleib, die sich auch zwischen die Organe bandförmig hineinzieht; auch auf der Dorsalseite des Prothorax und unter den Flügeldecken ist das Fettgewebe sehr stark entwickelt. Es besteht meist aus kompakten, badeschwamm- oder bandförmigen Syncytien, die wie das umgebende Blutgewebe von feinen Tracheenzweigen durchzogen werden. Die Zellgrenzen sind meist deutlicher erhalten als im gleichfalls mächtig entwickelten Fettgewebe von *Lomechusa* und *Atemeles*; auch ist es stärker cyanophil (für Haemalaunfärbung empfänglich) als bei letzteren, während das Blutgewebe nur eosinophil ist. Häufig trifft man bei *Xenogaster* auch Gruppen von scharfbegrenzten, großen Fettzellen, deren großer, runder Zellkern

1) Bei *Corotoca* ist dieselbe bereits von Schiödte konstatiert; wahrscheinlich ist sie bei den physogastren termitophilen Aleocharinen allgemeiner verbreitet.

rings um einige centrale dunkle Kernkörperchen eine fast strahlige Anordnung des Chromatins zeigt; in den Syncytien sind die Zellkerne meist von ähnlicher Struktur und Größe (ca. 8 μ im Durchmesser), nur selten sind sie degeneriert. Oenocyten finden sich im Fettgewebe nicht vor. Das Fettgewebe von *Xenogaster* ist sehr reich an kleinen bis mittelgroßen Vakuolen, welch letztere meist nur von der Größe der Fettgewebskerne sind und um letztere kreisförmig verteilt sind. Häufig zeigen sich Fetttröpfchen in den kleineren Vakuolen.

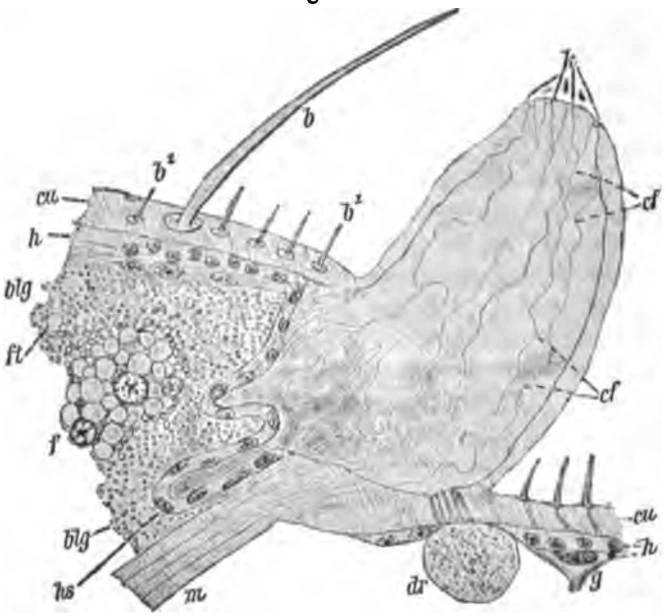
Das Blutgewebe (vgl. Fig. 24, *blg*) von *Xenogaster* ist sehr mächtig entwickelt und in innigem Zusammenhang mit dem Fettgewebe. Auf den lateralen Sagittalschnitten des Hinterleibes übertrifft das Blutgewebe meist alle anderen Gewebsarten zusammen an Ausdehnung. Die Ränder der Fettgewebslappen sind nämlich namentlich gegen die Hypodermis hin von breiten Zonen des Blutgewebes umgeben, welche das Fettgewebe von der Hypodermis trennen; hieraus ergiebt sich auch, weshalb das Blutgewebe als das direkte Exsudatgewebe von *Xenogaster* zu betrachten ist. Häufig zeigen sich die Ränder der hypodermalen Fettgewebslappen gleichsam aufgelöst, indem sie durch eine Schicht kleiner Fetttröpfchen (von 1—2 μ) allmählich in das Blutgewebe übergehen (vgl. Fig. 24). Die Blutkörperchen sind von verschiedener Größe, die größten selten 0,5—1 μ, die meisten kleiner. Sie sind untereinander durch fast unsichtbare Fädchen gewöhnlich zu unregelmäßigen, weitläufig traubenförmigen Gruppen vereint, so dass das Blutgewebe wie eine äußerst zart und fein verästelte Pilzgewebswucherung aussieht. Bei manchen Individuen ist übrigens die Blutmasse viel feinkörniger als bei anderen. Bei einem Männchen bildete sie namentlich in der Umgebung des Vas dorsale eine völlig homogene, äußerst fein granulierte Zone, in welcher auch bei den stärksten Vergrößerungen (Zeiss Apochrom. 2.0, 1.30) die einzelnen Blutkörperchen nicht mehr deutlich zu erkennen waren.

Aeußere Exsudatorgane. Spezialisierte gelbe Haarbüschel sind auf dem Hinterleibe von *Xenogaster* nicht vorhanden. Die längeren und kürzeren Haare, welche auf dem Hinterleibe stehen, erwiesen sich auf den Schnittserien als Sinneshaare. Die größeren gelben Borsten, die wohl hauptsächlich als Reizborsten bei der Beleckung anzusehen sind, stehen hauptsächlich am Hinterrande der Chitinschilder der Segmente, nahe der Grenze, wo letztere in die membranösen Zwischenbänder übergehen. Diese membranösen Zwischenbänder sind namentlich an den Körperseiten stärker oder schwächer nach außen vorgestülpt und bilden hier „Exsudatknospen“, welche die eigentlichen äußeren Exsudatorgane von *Xenogaster* sind (vgl. Fig. 24 a).

Diese Exsudatknospen (Fig. 24) sind rein membranös, ihr

Außenrand jedoch ziemlich dick, besonders gegen die Spitze der Knospe, und ausgesprochen eosinophil, während die unten zu besprechenden Kutikulafältchen des Innern der Knospe cyanophil sind oder bei schwächerer Färbung farblos bleiben. Der äußerste Außenrand der Knospe ist wiederum farblos und äußerst fein gekerbt, hunderte von fast unsichtbaren, dicht nebeneinander liegenden Spitzchen bildend. Das obere Ende der Knospe ist von einem

Fig. 24.



Exsudatknospe von *Xenogaster inflata*.
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compensoc. 4; (500 : 1).
cu = Chitinöse Kutikula; ***h*** = Hypodermis; ***hs*** = zurückgezogener Hypodermisstrang der Exsudatknospe; ***cf*** = Kutikulafältchen des Lumens der Exsudatknospe; ***k*** = Hautkanäle der Spitze der Exsudatknospe; ***m*** = Muskelbündel; ***g*** = Ganglienzelle; ***dr*** = Drüsenzelle? ***blg*** = Blutgewebe; ***f*** = Fettgewebe; ***ft*** = Fetttröpfchen im Blutgewebe; ***b, b¹*** = Sinnesborsten.

System feiner weißer Porenkanälchen durchbohrt, oder auch (wie in Fig. 24) von einer geringeren Zahl weiterer Kanälchen mit fast kegelförmigem Lumen. Die Innenwand der Kutikula der Exsudatknospe besitzt keine Matrixschicht (Hypodermis), sondern diese ist zu einem Basalseptum zurückgezogen, welches das Lumen der Exsudatknospe von dem blutführenden Hinterleibslumen abgrenzt. Diese Zurückziehung der Hypodermis ist sicherlich kein zuälliges Artefakt, da sie stets vorhanden ist und zudem manchmal in einer Form, welche die Möglichkeit eines Artefaktes ausschließt, indem

sie einen straff gespannten Strang darstellt, der nur die Hälfte der Länge der Kutikula der Exsudatknospe besitzt. Die Loslösung der Hypodermis von der Innenwand der Exsudatknospe scheint daher ein normales Vorkommnis zu sein, das im Beginne des Imagostandes erfolgen muss, da ich es auch bei jüngeren Individuen bereits überall vollendet fand. An die hornige Kutikula der Basis der Exsudatknospe inseriert sich ein kräftiges Muskelbündel, das durch eine Reihe feiner membranöser Sehnen in die Kutikula hinein sich fortsetzt. Da an demselben Muskelbündel ein Nervenstrang endigt, wird die willkürliche Verengerung und Erweiterung des Lumens der Exsudatknospe ermöglicht. Im Innern der Exsudatknospe zeigt sich ein von der hornigen Kutikula der Basis ausgehendes System von äußerst zarten, gewundenen oder selbst ver-

Fig. 24 a (Photogramm).



Medialer Sagittalschnitt durch ein junges Männchen von *Xenogaster inflata*, um die Verteilung der Exsudatknospen (*e*) zu zeigen (30 : 1).

schlungenen Hautfältchen, welche schließlich in die Porenkanäle der Spitze der Exsudatknospe verlaufen (vgl. Fig. 24, *cf*). Unmittelbar hinter dem Hypodermisstrang, der das Lumen der Exsudatknospe vom Hinterleibslumen scheidet, liegen dichte Massen von Blutgewebe und hierauf von Fettgewebe (Fig. 24, *f*, *blg*). Blutkörperchen fand ich unter normalen Verhältnissen (wo keine Zerreißung jenes Stranges stattgefunden), nur selten und vereinzelt im Innern der Exsudatknospe vor; das Exsudat dieser Knospen scheint daher ein Element der Blutflüssigkeit zu sein, das durch den Hypodermisstrang gleichsam filtriert wird.

Als sekundäres Element des Exsudates kommt vielleicht noch das Produkt von großen, kugelförmigen, eosinophilen, fein und dicht gekörnten Zellen (Fig. 24, *dr*) in Betracht, welche ich für Drüsenzellen zu halten geneigt bin, obwohl ich ein Bläschen in ihnen nicht konstatieren konnte; auch einen Kern fand ich in ihnen

nicht vor. Diese Zellen liegen in kleinen Gruppen im Hinterleibsraum, dicht an der hornigen Basis der Exsudatknospe; wie letztere metamer sich wiederholt, so auch erstere [1]). Die Chitinwand, welche diese Zellen von der Exsudatknospe trennt, zeigt einige feine senkrechte Porenkanälchen. Ob diese Zellen mit dem Exsudat in Beziehung stehen, ist übrigens noch zweifelhaft; mehrmals fand ich sie etwas oberhalb der Exsudatknospe, so dass ihr Sekret nicht in letztere münden konnte. Ferner stehen diese großen kugelförmigen Zellen in inniger Beziehung zu Ganglienzellen des an der Hypodermis verlaufenden Nervenstranges (vgl. Fig. 24, *g*), so dass man an ihrem Charakter als Drüsenzellen zweifeln kann; und wenn es auch Drüsenzellen sind, so kann ihr Sekret vielleicht bloß dazu dienen, die Kutikula an den Verbindungsstellen der Segmente, wo die Exsudatknospen stehen, geschmeidig zu erhalten.

Echte Drüsenzellen fand ich bei *Xenogaster* außer den zum Darmtraktus und zum Fortpflanzungssystem gehörigen Drüsen überhaupt nur in Form von Analdrüsen vor, deren Drüsenbüschel an den beiden Seiten der Hinterleibsspitze stehen.

11. *Termitoxenia* Wasm.

Diese merkwürdige Dipterengattung zählt bisher 5 Arten [2]), von denen 3 der Untergattung *Termitoxenia sensu stricto* angehören (*T. Havilandi* aus Natal, *T. Heimi* und *Assmuthi* aus Ostindien), 2 der Untergattung *Termitomyia* (*T. mirabilis* aus Natal und *T. Braunsi* aus dem Oranjefreistaat). Da über die anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten von *Termitoxenia* bereits an anderer Stelle kurz berichtet wurde [3]) und zudem in der Zeitschr. f. wiss. Zool. der Gegenstand noch eingehender behandelt werden soll, beschränke ich mich hier auf einige Angaben bezüglich der Exsudatorgane. Es sei noch bemerkt, dass *Termitoxenia* zugleich zu den echten Gästen (Symphilen) und den Brutparasiten ihrer Wirte gehört.

Aeußere Exsudatorgane. Auf dem Hinterleib sind keine spezialisierten äußeren Exsudatorgane vorhanden, indem die Kutikula desselben membranös ist. Sie trägt längere gelbe Borsten, die an der Basis einen Sinneskegel zeigen, als Tastborsten fungieren und als Reizborsten bei der Beleckung auch für die Absonderung des

1) In dieser Beziehung erinnern sie an die manchmal metamer sich wiederholenden Oenocyten, mit denen sie übrigens sonst nichts gemein haben.

2) Vgl. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. I. Teil (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67, 4. 1900). II. Teil (Ibidem Bd. 70, 2. 1901). Ferner *Termitoxenia Assmuthi* in Zool. Jahrb. System. Bd. 17, 1. Heft, S. 151 u. Taf. 5, Fig. 4.

3) Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia*. (Verhandl. d. V. internat. Zoologenkongresses 1902, S. 852—872).

Exsudates von Bedeutung sind. Außerdem trägt die Kutikula des Hinterleibs zahlreiche mikroskopisch kleine, gekrümmte Härchen, die wohl ursprünglich Schutzhaare sind, zugleich aber auch als Verdunstungstrichome dienen. Bei starker Vergrößerung und homogener Immersion fand ich die Kutikula, die zwar membranös, aber besonders auf dem vorderen Dorsalteil des Hinterleibs erheblich dick ist, von feinen hellen Querstreifen durchsetzt, die ich für Porenkanäle des Hautskeletts halte.

Der Vorderkörper von *Termitoxenia* hat eine harte, dicke, chitinisierte Kutikula; hier sind spezialisierte äußere Exsudatorgane vorhanden. Das hauptsächlichste ist die Hinteraströhre der den Flügeln morphologisch gleichwertigen Appendices thoracales. Sie stellt ursprünglich (bei *T. mirabilis*) ein durchaus tracheenähnliches Hautrohr dar, bei welchem jedoch (wegen der Ausstülpung aus der Körperwand) die Reihenfolge der Schichten die umgekehrte ist von jener der Tracheenstämme. Gegen das obere Ende der Hinteraströhre findet sich eine Gruppe von 4—5 großen, von einer Membran verschlossenen Poren, welche die eigentliche Exsudatregion der Appendixröhre darstellen. Die Basis der Hinteraströhre entspringt im hinteren Teil des Mesothorax und steht daselbst in offener Verbindung mit dem blutführenden pleuralen Hohlraum des Körpers. Auch das Lumen der Hinteraströhre selbst ist mit feiner Blutmasse erfüllt, die sich gegen die Exsudatporen hin körnig verdichtet.

Als Exsudatorgan des Kopfes dient wahrscheinlich die Stirngrube von *Termitoxenia*; dieselbe zeigt unterhalb einer trichterförmigen Vertiefung eine Gruppe von drüsenähnlichen Fettzellen, die von Blutmassen umspült sind.

Exsudatgewebe. Als solches ist bei *Termitoxenia* wie überhaupt bei den physogastren Termitengästen direkt das Blutgewebe zu betrachten, nur indirekt das Fettgewebe als Blutbildungsgewebe. Dies zeigt sich namentlich an der Hinteraströhre des Appendix thoracalis (siehe oben). Im Hinterleibe sind die hypodermalen Fettzellbänder großenteils von mehr oder minder ausgedehnten Blutzonen umgeben. Ueber die eigentümliche Beschaffenheit der Fettzellen von *Termitoxenia*, über ihre Beziehung zu den Perikardialzellen und ihre Verwandtschaft mit Drüsenzellen habe ich bereits an anderer Stelle aufmerksam gemacht (vgl. die Anmerkung 3 auf der vorigen Seite).

12. Vergleich der defensiven Analdrüsen mit den symphilen Exsudatdrüsen.

Zum Vergleich der insbesondere von Dierckx eingehend beschriebenen Analdrüsen der Carabiden, Paussiden, Staphyliniden etc.

mit dem adipoiden Drüsengewebe von *Chaetopisthes, Paussus, Claviger* etc. seien hier nur folgende Punkte kurz erwähnt.

1. Der biologische Zweck dieser beiden Drüsengewebsarten ist ein völlig verschiedener, ja diametral entgegengesetzter. Die Analdrüsen dienen als Verteidigungswaffen gegen Feinde, die Exsudatdrüsen als Anlockungsmittel, um die gastliche Behandlung der betreffenden Käfer durch ihre Wirte zu sichern, ebenso wie bei anderen Symphilen das massig entwickelte Fettgewebe (*Lomechusini*) oder das massig entwickelte Blutgewebe (physogastre Termitophilen; z. B. *Xenogaster, Orthogonius*-Larven, *Termitoxenia*) diesem Zwecke dient.

2. Dementsprechend ist bei den Analdrüsen und den Exsudatdrüsen auch die Natur des Drüsensekretes eine verschiedene; im ersteren Falle eine übelriechende oder an der Luft gasförmig explodierende Flüssigkeit, im letzteren Falle dagegen ein mit den Produkten des Fettgewebes verwandtes öliges Sekret. Diese Verschiedenheit kommt auch in dem verschiedenen Verhalten beider Drüsenarten gegenüber den Farbstoffen einigermaßen zum Ausdruck. Das Protoplasma der Zellen des adipoiden Drüsengewebes verhält sich hierin viel ähnlicher dem Fettgewebe, dem auch die wabige und oft von Vakuolen durchsetzte Struktur des Spongioplasmas sich häufig nähert.

3. Da bei den defensiven Analdrüsen eine größere Menge des Drüsensekrets plötzlich ausgestoßen werden muss, leiten diese Drüsen ihr Sekret durch einen gemeinsamen Kanal zunächst in ein eigenes, mit einem Ejakulationsapparat verbundenes Reservoir. Bei dem symphilen Drüsengewebe fehlen dagegen die letzteren Vorrichtungen. da ihr Sekret nur in Form eines Exsudates ausgeschieden wird.

4. Aus demselben biologischen Grunde besitzt auch der Bau der Drüsenkomplexe selber eine höhere Konzentration bei den defensiven Analdrüsen als bei den symphilen Exsudatdrüsen; letztere lassen ihre Zusammensetzung aus einzelligen Hautdrüsen viel deutlicher erkennen, und zudem findet sich meist dieselbe Form von secernierenden Zellen, aus denen die betreffenden Pseudoacini bestehen, überdies in derselben Körperregion noch in Form von isolierten einzelligen Hautdrüsen vor.

13. Schlussbemerkung über die Entwickelung der Symphilie.

Eine Zusammenfassung der Resultate des speziellen Teiles dieser Studie wurde bereits im allgemeinen Teile (II. S. 67—72) gegeben. Derselbe enthält auch die Grundzüge der Entwickelung der Symphilie vom vergleichend morphologischen Standpunkte.

Hier möchte ich nur noch einige ergänzende Bemerkungen zu einer früheren Arbeit in dieser Zeitschrift[1]) beifügen, welche die psychologische Seite der Entwickelung der Symphilie behandeln. In seinen interessanten „biologischen Studien über algerische Myrmekophilen“[2]) glaubt nämlich mein geschätzter Kollege Escherich, ich hätte zwei neue Elemente in die Entwickelung der Symphilie eingeführt, „die in Wirklichkeit gar nicht existieren dürften“, nämlich den „Symphilieinstinkt“ und die „Amikalselektion“ (S. 656).

Bezüglich des Symphilieinstinktes hatte ich daselbst hervorgehoben, dass derselbe zwar in seiner psychologischen und stammesgeschichtlichen Wurzel mit dem Brutpfleginstinkt der Ameisen (resp. Termiten) zusammenfalle, aber keineswegs mit demselben identisch sei, sondern eine Spezialisierung desselben auf ganz bestimmte, neue Objekte darstelle, die im Laufe der Stammesgeschichte erfolgte und zum Erbgut der betreffenden Ameisenart oder Ameisenrasse wurde; so z. B. der Instinkt von *Formica sanguinea* zur Pflege und Larvenerziehung von *Lomechusa strumosa*, während *F. rufibarbis* den *Atemeles paradoxus*, *F. fusca* den *Atemeles emarginatus* pflegt und erzieht. Escherich macht hiegegen geltend, es handle sich hiebei bloß um eine Auslösung des allgemeinen Brutpflegetriebes der Ameisen durch den Geruch der Käfer und ihrer Larven. Dass Geruchswahrnehmungen bei der Auslösung des Adoptionsinstinktes, den die Ameisen gegenüber diesen Tieren bethätigen, in hervorragendem Maße beteiligt sind, ist auch meine Ansicht; aber eine reflektorische Auslösung des Brutpflegetriebes infolge des Geruches jener Käfer und ihrer Larven genügt keineswegs zur Erklärung der Thatsachen. Die scharfsichtigen *Formica*-Arten vermögen diese Gäste mittelst des Gesichtssinnes als Wesen zu erkennen, die von ihnen und ihrer Brut verschieden sind; in meinen Beobachtungen und Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Lomechusa* und *Atemeles* fand ich zahlreiche Beweise hiefür. Ferner weicht die Behandlung der Käfer von derjenigen der Ameisenbrut ganz wesentlich ab; so werden z. B. die *Atemeles* von ihren Wirten nach Ameisenart, nicht nach Larvenart gefüttert. Wir müssen daher annehmen, dass die betreffenden Ameisenarten eine instinktive Neigung zur Pflege dieser Käfer und ihrer Larven besitzen, obwohl sie dieselben von ihrer eigenen Brut zu unterscheiden vermögen. Daher muss die erbliche Neigung der Ameisen zur Pflege bestimmter

1) Giebt es thatsächlich Arten, die noch in der Stammesentwickelung begriffen sind? Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwickelung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie, (Bd. XXI, 1901, Nr. 22—23), Teil III u. IV.

2) Biol. Centralbl. XXII, 1902, Nr. 20—22.

Symphilenarten zum mindesten als eine besondere Modifikation des Brutpflegeinstinktes betrachtet werden, die sich von dem allgemeinen Brutpflegetriebe im Laufe der Stammesentwickelung differenziert hat. Deshalb sind wir auch berechtigt, ja sogar genötigt, von besonderen „Symphilieinstinkten" zu sprechen. Dass die Ameisen bei der Behandlung genannter Käferlarven häufig einen Missgriff begehen, indem sie dieselben nach der Einbettung aus der Erde wieder hervorziehen, beweist nur, dass der Symphilieinstinkt in diesem Punkte nicht vollkommen entwickelt ist. Das war auch phylogenetisch unmöglich; denn die pseudogynenhaltigen Kolonien, in denen jene Adoptivlarven meist richtig behandelt werden, sind für die Stammesentwickelung der Wirtsart bereits ausgeschaltet, weil sie keine fortpflanzungsfähigen Weibchen mehr produzieren.

Bezüglich der „Amikalselektion" sucht Escherich zu zeigen, dass sie von der Naturalselektion nicht verschieden sei. Sie ist aber trotzdem von ihr verschieden; denn letztere besteht nur in dem bloßen Ueberleben des Passendsten, ist also rein negativer Natur; erstere beruht auf einer positiven Auslese von Seite der Ameisen, welche die ihnen angenehmeren Gäste instinktiv bevorzugen. Sie ist daher von der Naturalselektion ebenso gut verschieden wie die Sexualselektion Darwins. Gegen letztere könnte man ferner den Vorwurf des Anthropomorphismus erheben, indem sie den Tieren ästhetische Gefühle als Motive der Auswahl unterlegt. Gegen die Amikalselektion gilt dieser Einwand nicht, weil es sich bei ihr nur um die Bevorzugung der sinnlich angenehmeren vor den minder angenehmen Individuen handelt, also um rein instinktive Momente. Der Vergleich der Amikalselektion mit der vom Menschen ausgeübten bewussten Zuchtwahl (Züchtung der Haustierrassen) kann daher gar nicht zu anthropomorphen Missverständnissen führen, wenn man solche nicht hineinzulegen beabsichtigt. Ferner zeigen die von Escherich daselbst mit der *Lomechusa*-Zucht verglichenen Fälle von der „Züchtung" des Parasiten *Sitaris* durch *Anthophora* sowie von der „Züchtung" der *Nepenthes*-Kannen zu Lockfallen, in denen die besuchenden Insekten ertrinken, in Wirklichkeit gerade die Verschiedenheit der Naturalselektion von der Amikalselektion.

Escherich hat ebendaselbst (S. 661) auch zu Gunsten der Naturalselektion den Satz aufgestellt, die Selektion könne erst dann auf die Beseitigung der *Lomechusa*-Pflege bei den Ameisen hinwirken, „sobald einmal die Existenz der Art durch *Lomechusa* wirklich gefährdet ist". Weismann hat jedoch in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" (Bd. I, S. 121 ff.) es als völlig irrtümlich bezeichnet, „wenn man eine Verbesserung der Existenzlage einer Art durch Naturzüchtung nur dann für

möglich hält, wenn dieselbe in ihrem Bestand schon bedroht ist". In der That muss, den Prinzipien der Selektionstheorie zufolge, jeder noch so geringe Vorteil bezw. Nachteil im Kampfe ums Dasein bereits genügen, um der Selektion den erforderlichen Angriffspunkt zur Züchtung oder zur Elimination der betreffenden Eigenschaft zu bieten; denn mit Anknüpfungspunkten von geringem Selektionswert muss ja jeder Selektionsprozess nach der Zuchtwahltheorie angefangen haben, weil er sonst niemals angefangen haben könnte, wenn kleine Variationen nicht bereits selektionsfähig wären. Hieraus folgere ich: die Naturzüchtung musste von jeher jene Kolonien von *Formica* (bezw. die Keimesanlage jener *Formica*-Weibchen) bevorzugen, welche keine oder nur eine geringere Neigung zur *Lomechusa*-Zucht hatten; daher konnte die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege niemals zu einem erblichen Gemeingut ganzer Species werden, wie sie es thatsächlich doch geworden ist. Dass die Ameisen in den *Lomechusini* — und vielleicht noch in manchen anderen ihrer Symphilen — thatsächlich „ihre schlimmsten Feinde selber züchten", scheint mir daher auch heute noch in offenbarem Widerspruche mit der „Allmacht der Naturzüchtung" zu stehen.

Auf die phylogenetische Entwickelung der *Lomechusini* und des betreffenden Symphilieinstinktes ihrer Wirte kann hier nicht weiter eingegangen werden. Bei den „internationalen Beziehungen" der *Atemeles*-Arten wird sich Gelegenheit geben, hierauf zurückzukommen, da wir auf Thatsachen, nicht aber auf theoretische Spekulationen unsere Hypothesen zu bauen haben.

Mein Kollege Escherich fasst ferner auch in seiner neuesten Abhandlung das echte Gastverhältnis als ein einseitiges Verhältnis auf, das nur den Gästen zu gute komme; ich dagegen fasse die Symphilie als ein wirkliches Gastverhältnis, und daher als ein wechselseitiges (reciprokes) Verhältnis auf, und ich glaube, dass diese Auffassung allein den Thatsachen entspricht; denn die Gäste bieten ja ihren Wirten eine Gegenleistung für die Pflege, die sie erhalten, und diese Gegenleistung besteht in dem Exsudate, das sie ausscheiden. Wenngleich die Wirte keinen Vorteil im Kampfe ums Dasein von der Pflege ihrer Gäste und von der Pflege der Brut derselben haben, so haben sie doch eine hohe instinktive Annehmlichkeit von jener Gastpflege; sonst würden sie ihre echten Gäste ja ebensowenig „pflegen" als ihre indifferent geduldeten Einmieter!

Escherich begründet seine Auffassung damit, dass auf Seite der Wirte niemals morphologische Anpassungscharaktere an das echte Gastverhältnis sich finden, sondern bloß auf Seite der Gäste. Dies beweist jedoch gar nichts gegen die biologische

Wechselseitigkeit der Symphilie; denn auch bei der Trophobiose ist ganz dasselbe der Fall; und doch bringt die Pflege der Blattläuse, Schildläuse, Honigraupen u. s. w. den Ameisen selber einen großen Nutzen, ja sie ist sogar vielfach ihre Hauptnahrungsquelle. Trotzdem besitzt keine einzige Ameisenart besondere morphologische Anpassungscharaktere an die Trophobiose, sondern diese Anpassungscharaktere finden sich auch hier bloß auf Seite der von den Ameisen besuchten und gepflegten Nutztiere!

Biologische Anpassungen sind jedoch auch auf Seite der Wirte vorhanden, sowohl bei der Trophobiose als bei der Symphilie, und zwar bei beiden Verhältnissen in ganz ähnlicher Weise: gerade so wie z. B. die Gattung *Formica* im Laufe ihrer Phylogenese den erblichen Instinkt erworben hat, die Larven der *Lomechusini* gleich der eigenen Brut zu erziehen, so haben auch manche *Lasius*-Arten im Laufe der Phylogenese den erblichen Instinkt erworben, die Eier bestimmter Aphiden in ihren Nestern aufzubewahren und die jungen Larven dann auf ihre Nährpflanzen zu tragen. Auch hier handelt es sich nur um eine Spezialisierung des allgemeinen Brutpflegeinstinktes der Wirte, aber um eine Spezialisierung in bestimmter phylogenetischer Richtung. Diese biologischen Anpassungscharaktere der Wirte dürfen wir aber für unsere Frage ebensowenig außer acht lassen, als die morphologischen Anpassungscharaktere der Gäste. Das echte Gastverhältnis ist daher als ein reciprokes Verhältnis aufzufassen.

Inhaltsübersicht.

Druckfehlerberichtigung.

S. 204 Zl. 5 von oben lies Immersion statt Immusion; S. 205 Zl. 36 von oben lies dieses statt diese; S. 245 unter Fig. 14a lies Drüsenzellengruppe statt Düsenzellengruppen; S. 248 Anm. 2 Zl. 3 lies Java statt Jena; S. 270 Zl. 3 von unten lies Glyptus statt Glypus.

Félix Plateau: Observations sur le phénomène de la Constance chez quelques Hymenoptères[1]).

In dieser 1901 veröffentlichten Arbeit versucht der unermüdliche Beobachter unserer Insektenwelt in Gent eine genauere Lösung der Frage, warum gewisse Hymenopteren, z. B. die Hausbiene, beim Einsammeln von Nektar und Blütenstaub insofern eine große Beständigkeit zeigen, als sie in der Regel derjenigen Pflanzenart, deren Blüten sie auf einem Ausfluge zuerst in Angriff genommen haben, bis zur vollständigen Belastung, also bis zu ihrer Rückkehr in den Bau treu bleiben, während andere Hymenopteren bunt durch einander Blüten der verschiedenartigsten Pflanzen absuchen.

Die in Frage stehende Erscheinung, von Plateau als Constance (engl. Constancy) bezeichnet, ist nicht zu verwechseln mit derjenigen, für welche E. Loew die Bezeichnung Oligotropie eingeführt hat. Oligotrop nämlich nennt Loew[2]) diejenigen Apiden, welche dauernd nur Blüten von einem bestimmten Typus besuchen, polytrop diejenigen, welche die verschiedenartigsten Blüten besuchen können. Konstant aber sind nach Plateau und den englischen Autoren, welche sich bereits früher mit der betreffenden Erscheinung eingehender beschäftigt haben, solche polytropen Hymenopteren, welche, obgleich sie im Laufe der Zeit Blüten von ganz verschiedenartigem Bau besuchen, während eines Ausfluges aus dem Nest oder Stock doch nur einer einzigen Pflanzenart Honig und Blütenstaub entnehmen.

Der Unterschied zwischen Constance und Oligotropie erhellt deutlich, wenn man die Larvenernährung in beiden Fällen vergleicht. — Die Larven der oligotropen Arten erhalten den ganzen Sommer hindurch nur eine ganz bestimmte Pollenart zur Nahrung, sind also denjenigen Schmetterlingsraupen an die Seite zu stellen, welche nur Blätter einer bestimmten Pflanzenart fressen. Das Larvenfutter des konstanten Arten dagegen setzt sich aus Pollen der verschiedenartigsten Pflanzen zusammen.

Oligotrop im Sinne Loews wären beispielsweise[3]): *Andrena florea* F. (in Bezug auf *Bryonia dioica* Jacqi), *Cilissa melanura* Nyl. (in Bezug auf *Lythrum salicaria* L.), *Macropis labiata* Pz. (in Bezug auf *Lysimachia vulg.* L.), *Chelostoma companularum* K. (in Bezug auf *Campanula*-Arten).

Wie der Titel der Arbeit besagt, unterzieht Plateau hier nur die Hymenopteren, spez. die Apiden einer genaueren Betrachtung, da bei Dipteren und Lepidopteren nach allen bisherigen Befunden Constance im allgemeinen nicht vorkommen dürfte. Unter

1) Annales de la Société entomologique de Belgique, Tome XLV, 1901, pag 56—83.

2) Loew, Beobachtungen über den Blütenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin. (Jahrbuch d. Königl. bot. Gartens zu Berlin, III. Berlin 1884.)

3) H. Müller. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten Leipzig 1873.

den Apiden wieder hat Plateau hauptsächlich die Gattungen *Bombus* und *Apis* genauer beobachtet und daneben nur noch einige Feststellungen über *Anthidium manicatum* L., *Megachile ericetorum* Lep. und *Coelioxys conica* L. gemacht.

Seine Beobachtungen sind zwar nicht so umfangreich ausgefallen, wie er es anfangs beabsichtigte, bilden aber bei der Exaktheit, mit der sie ausgeführt sind, doch eine wichtige Ergänzung der Resultate, welche vorher die Untersuchungen von A. W. Bennet, Robert Miller-Christy, Bulmann und Ord über diesen Gegenstand gezeitigt haben und welche Plateau seinen Schlussfolgerungen mit zu Grunde legt.

In erster Linie nahm das Verhalten der Hausbiene, *Apis mellifica*, Plateau's Interesse in Anspruch.

Von ihr berichtet schon Aristoteles, dass sie nicht beliebig von einer Blume zur andern fliegt, sondern beispielsweise immer von einer violetten wieder auf eine violette bis zu ihrer Rückkehr zum Stocke. Das besagt aber nichts anderes, als dass die Biene, wenn schon polytrop, doch vollkommen konstant ist; und zwar gewinnt es nach den Worten des Aristoteles den Anschein, als ob die Farbe der Blüten einen bestimmenden Einfluss auf das Insekt ausübt.

Um das letztere festzustellen, führten Bennet und Christy zahlreiche Beobachtungen aus, welche gleichfalls für die Hausbiene das Vorhandensein der als Constance bezeichneten Erscheinung im großen und ganzen ergaben.

Bennet[1]), welcher die Insekten auf freiem Felde beobachtete, wo also zahlreiche Pflanzenarten neben einander blühten, fand, dass von 6 Hausbienen, die er eine Zeit lang mit dem Auge verfolgte, sich 5 als durchaus konstant erwiesen, eine jedoch von der blau blühenden Dipsacee *Succisa pratensis* auf die purpurn blühende Komposite *Centaurea scabiosa* überging.

Christy[2]) stellte bei 8 Hausbienen vollkommene Constance fest. Im neunten Falle beobachtete er jedoch gleichfalls, dass eine Biene binnen kurzem mehrmals wechselnd die weißen Blüten der *Anemone nemorosa* und die gelben von *Ficaria ranunculoides* besuchte.

Ein etwas anderes Resultat ergaben später die Untersuchuugen von G.-W. Bulman und G.-W. Ord. Der erstere von beiden spricht seine Ansicht über *Apis mellifica* dahin aus[3]): „Die Hausbiene ist konstanter als die wildlebenden Apiden, sie geht indessen oft von einer Varietät auf eine andere über und nicht selten sieht man sie sich auch von einer Pflanzenart auf eine andere begeben."

1) Bennet. On the Constancy of Insects in their visits to Flowers. The Journal of the Linnean Society, Zoology, vol. XVII, p. 175, 1884.

2) Christy On the methodic Habits of Insects when visiting Flowers. The Journal of the Linnean Society, Zoology, vol XVII, p 186, 1884.

3) Bulman. Bees and the Development of Flowers. Natural Science, vol XI, n° 66, p. 103, August 1897.

Aus Bulmans Arbeiten[1]) zitiert Plateau, in eine Tabelle zusammengestellt, 16 Fälle, in denen die Hausbiene hinter einander zwei oder drei Pflanzen besuchte, die sogar verschiedenen Familien angehörten. Die Tabelle lässt auch ersehen, dass die Biene bei ihren Blütenbesuchen durchaus nicht immer bei der Farbe bleibt, denn mit einer Ausnahme haben in allen in der Tabelle aufgezählten Beispielen die betreffenden Blüten eine verschiedene Färbung.

In einzelnen Fällen zeigte sich die Biene sogar außerordentlich wankelmütig. In 1—2 Minuten konnte Bulman häufig bis zu 4 Wechsel beobachten und einmal sah er sogar eine Hausbiene, während sie 27 Blüten von *Geranium Robertianum*, *G. lucidum*, *G. nemorum* und *G. sanguineum* besuchte, 11mal die Art wechseln.

Ord, der 5 Sommer hindurch recht umfangreiche Beobachtungen nach derselben Richtung hin anstellte, stimmt in seinen Aeußerungen nicht nur vollständig mit Bulman überein, sondern geht sogar noch etwas weiter. Er sagt[2]): „Die Mehrzahl der beobachteten Apiden schien konstant zu sein, indessen ergab sich das Gegenteil überall da, wo ich einem Individuum längere Zeit zu folgen vermochte. — Wenige Apiden können den Versuchungen, welche ihnen ein Garten darbietet, widerstehen. — Die Hausbiene erwies sich als ebenso inkonstant wie die wilden Bienen. — Am meisten konstant blieben die Apiden bei dem Besuch einer der Gattungen *Salix*, *Tilia*, *Calluna*, *Mercurialis* und *Ajuga*. — Ein Wechsel scheint besonders häufig vorzukommen, wenn eine größere Zahl verwandter Pflanzen bei einander wachsen."

Von Ords Beobachtungen, die sich auf die Hausbiene beziehen, kann Plateau freilich nur zwei zitieren, da derselbe in seiner Arbeit in den meisten Fällen die beobachtete Art nicht bestimmt angiebt, sondern ganz allgemein nur von Bees (Bienen) spricht. Einmal aber erwähnt Ord ausdrücklich eine Hausbiene, welche bei 17 Blütenbesuchen viermal zwischen *Caltha palustris* und *Ficaria ranunculoides* wechselte, und ein andermal beobachtete er eine Hausbiene, welche in einem Garten nach einander 2 Blüten von *Cytisus racemosus*, eine von *Primula obconica*, eine von *Tremandra ericetata*, 2 von *Eupatorium sp.?* (rot), 2 von *Eupatorium sp.?* (weiß) besuchte.

Plateaus eigene Beobachtungen endlich ergaben das Resultat, dass unsere Bienen allerdings die als Constance bezeichnete Gewohnheit deutlich erkennen lassen, aber doch auch nicht absolut konstant sind.

---

1) Bulman. Bees and the Origine of Flowers. Nat. Science, vol. XIV, n°. 84, p. 130, February 1899.

Bulman. On the supposed selective action of Bees on Flowers. The Zoologist, vol XIV, 3d series, p. 424, 1890.

2) Ord. The Constancy of the Bee. Transactions of the Natural history Society of Glasgow, vol V, new series, Part. I, p. 85. Glasgow 1897.

Um ganz sicher zu gehen, beobachtete Plateau nur in Gärten, niemals auf freiem Felde. Da nämlich die wild wachsenden Pflanzen, welche den Bienen in ihren Blüten Nahrung darbieten, doch immer mehr oder weniger weit von einander entfernt wachsen, so wird es dem Beobachter ziemlich schwer, das auf dem Felde umherschwärmende Insekt lange im Auge zu behalten; handelt es sich andererseits um angebaute Feldpflanzen, so ist die Zahl der dicht bei einander stehenden gleichartigen Blüten so groß, dass die Insekten ihnen ohne Mühe ihre vollständige Tracht entnehmen können und dann dem Beobachter die Erscheinung der Constance vortäuschen. In Gärten dagegen, besonders in den botonischen, wo größere Gruppen von Pflanzen einer Art auf Beeten vereinigt werden und diese nur durch kleine Zwischenräume voneinander getrennt sind, werden sich die Insekten unschwer längere Zeit hindurch beobachten lassen, und die vielleicht bei ihnen vorkommenden Unregelmäßigkeiten müssen hier am ersten in die Erscheinung treten.

In welchem hohen Grade nun den Hausbienen die Eigenschaft der Constance zukommt, ergiebt sich daraus, dass Plateau in drei aufeinander folgenden Sommern trotz aller Bemühungen nicht mehr als 14 Fälle verzeichnen konnte, in denen ein Individuum sich nicht als konstant erwies. In 10 dieser Fälle wurde mit der Pflanzenurt auch die Familie, in 4 Fällen nur die Art gewechselt; in den meisten Fällen war wieder die Farbe der betreffenden Blüten verschieden.

Aus den von Plateau angeführten Beispielen lässt sich ersehen, dass das Wechseln der Pflanzenart während eines Ausfluges thatsächlich wider die Natur der Bienen ist. Wenn dieselben die Blüten eines Beetes besuchen, verirren sie sich am Rande sehr häufig nach den Blüten des benachbarten Beetes, lassen sich aber nicht auf diese nieder und entnehmen ihnen auch keinen Honig, sondern kehren, sobald sie ihren Irrtum bemerkt haben, auch sofort wieder zu der ersten Pflanzenart zurück. Die Bienen thun dies auch ebenso sicher, wenn die Blüten der beiden benachbarten Beete von genau derselben Farbe sind. So sah Plateau die Bienen niemals die rosa gefärbten Blüten von *Salvia Horminum (Labiatae)* und *Clarkia pulchella (Onagrariaceae)* mit einander verwechseln, welche auf zwei dicht neben einander befindlichen Beeten wuchsen. Jede Grenzüberschreitung wurde sehr bald wahrgenommen.

Die Farbe der Blüten ist es also nicht, welche den Bienen den rechten Weg zeigt, zumal sie auch nachgewiesenermaßen verschiedenfarbige neben einander stehende Varietäten derselben Art mit gleichem Eifer besuchen. Wohl aber verdient nach Plateau der folgende Umstand Berücksichtigung, wenn es sich darum handelt, bei den Bienen Fälle von Inconstance nachzuweisen.

Die Bienen sind gewohnt, nicht früher nach dem Stock zurückzukehren, als bis sie sich völlig mit Honig und Blütenstaub beladen haben; sind sie nun zu Anfang auf Blüten einer Pflanzenart geraten, die nur in beschränkter Menge vorhanden ist, so dass ihre

Tracht nicht vollständig wird, so sieht man sie zunächst immer wieder nach den schon besuchten leeren Blüten zurückkehren und dann enttäuscht wieder von denselben forteilen. Ihr Flug wird immer unruhiger und stoßweise nach verschiedenen Seiten hin gerichtet, und, wenn sich andere Honig liefernde Blüten in der Nähe befinden, lassen sie sich zuletzt anstandslos auf diese nieder, um unbekümmert um die Farbe und den Bau dieser Blüten ihre Tracht zu vervollständigen.

Nach allen vorstehend mitgeteilten Beobachtungen bleibt also unsere Hausbiene für gewöhnlich der einmal zugeflogenen Pflanzenart währeud eines Ausfluges treu, ist jedoch nicht als absolut konstant anzusehen.

Am ähnlichsten in ihrem Verhalten kommt der Hausbiene nach Plateau's Beobachtungen *Anthidium manicatum*, eine Art, mit welcher sich derselbe seit Jahren eingehend beschäftigt hat[1]). Sie ist außerordentlich konstant und zeigt besondere Vorliebe für Labiaten. Obgleich Plateau im Laufe der Zeit Hunderte von Individuen dieser Hymenopterenart beobachtet hat, sind ihm im ganzen nur 8 Fälle von Inconstance bei ihr vorgekommen. In 5 dieser Fälle fand Uebergang auf eine andere Pflanzenfamilie und in ebenso vielen Fällen Wechsel der Blütenfarbe statt.

Durchaus anders ist nach allen Beobachtungen das Verhalten der *Bombus*-Arten; und ihnen schließen sich jedenfalls die erwähnten Gattungen *Megachile* und *Coelioxis* an, welche Plateau jedoch nicht in dem Umfange beobachten konnte, um über sie ein allgemein gültiges Urteil zu fällen. Die ersteren erwiesen sich als sehr wenig konstant, und Plateau kommt auf Grund seiner eigenen Beobachtungen zu derselben Ansicht, wie Ord, dass bei den Hummeln höchstens in dem Falle, wo sie eine ganz bedeutende Menge gleichartiger Blüten, etwa einen großen blühenden Baum oder ein größeres Beet in einem Garten zu Verfügung haben, die Erscheinung der Constance beobachtet werden kann, dass sonst aber diese Insekten regelmäßig von einer Pflanzenart auf andere ganz willkürlich übergehen.

Plateau hält es daher bei *Bombus* für überflüssig, die beobachteten Fälle von Constance und Inconstance in Verhältnis zu setzen, wie es z. B. Bennet und Christy gewissenhaft gethan haben, von denen ersterer bei 33 Beobachtungen noch 23 Fälle von Constance zählte und letzterer bei 52 Beobachtungen deren 27.

Er sagt wörtlich: „Jedesmal, wenn eine Hummel nicht eine beträchtliche Menge an Blütenstaub und Honig sehr reicher Blüten derselben Art zur Verfügung hat, wird man sehen, dass das Insekt von Pflanzenart zu Pflanzenart übergeht, bald lange auf einer Pflanze verweilend, bald nur einige Sekunden, um dann wieder nach frischen Blüten herum zu schwärmen, ganz als ob

1) Plateau. Le choix des couleurs par les Insectes (Mémoires de la Société zoologique de France, tome XII, n° 4. 1899). — La vision chez l'Anthidium manicatum (Annales de la Société entomologique de Belgique, t. XLIII, p. 452, 1899).

ihnen die Abwechselung in den Speisen Befriedigung gewährt. — Jede zahlenmäßige Feststellung ist also betrüglich, wie das die von Bennet und Christy erhaltenen Zahlen zeigen: für den einen ergab sich die Verhältniszahl der nicht konstanten Hummeln gleich $^1/_2$, für den andern gleich $^1/_3$. Ein dritter Beobachter würde einen neuen Wert finden, ein vierter einen noch andern u. s. f., ganz entsprechend den außerordentlich veränderlichen und mehr oder weniger schlecht gewählten Umständen, unter welchen die Beobachtungen ausgeführt wurden."

In einer umfangreichen Tabelle giebt Plateau noch 42 eigene besonders sorgfältige Beobachtungen von Inconstance bei 5 *Bombus*-Arten, mit dem Bemerken, dass sich ihre Zahl hätte beliebig vergrößern lassen.

Aus dieser Tabelle, die wie die andern die Namen der Pflanze und der Familie, die Blütenfarbe und soweit wie möglich die Zahl der besuchten Blüten bezw. Blütenstände, sowie die Entfernung der nach einander besuchten Pflanzen rund in Metern angegeben enthält, ergiebt sich wieder, dass die Tiere sich nicht im geringsten um die Farbe der Blüten kümmern, auch nicht um ihren Bau; sie gehen beliebig von Blüten, deren Krone sie durchlöchern müssen, um an den Honig zu gelangen (Symphyten), zu solchen, deren Blütenteile frei hervortreten, oder solchen, in die sie hineinkriechen müssen.

Wie ist es nun aber zu erklären, dass gewisse Insekten, wie eben die Biene und *Anthidium manicatum* im Gegensatz zu andern das Bedürfnis haben, ihre ganze Tracht möglichst aus Blüten derselben Art zu entnehmen?

Dass nicht äußere Umstände, wie die Beschaffenheit der Mundwerkzeuge oder die Art der Larvenernährung die Constance bedingen, ergiebt sich daraus, dass sowohl *Apis* als auch *Anthidium* manchmal von ihrer Gewohnheit abgehen. Erklärungsgründe, welche den Insekten irgend welche menschlichen Gefühle unterlegen, werden von Plateau von vornherein als nicht diskutierbar zurückgewiesen. Es bleibt also nur der Gedanke an ökonomische Gründe.

Ihn entwickelt z. B. Ch. Darwin in folgender Weise[1]): „Die Insekten lernen, wenn sie immer dieselben Blüten besuchen, bald, wie sie diese am bequemsten anfliegen, wie tief und in welcher Richtung sie den Rüssel einzuführen haben, und können dementsprechend schneller arbeiten. Sie machen es so wie der Arbeiter, welcher ein halbes Dutzend gleicher Maschinen anzufertigen hat. Er gewinnt an Zeit, wenn er die verschiedenen Bestandteile derselben einen nach dem andern immer für alle Maschinen auf einmal herstellt."

In ähnlicher Weise spricht sich Thomas Meehan aus. Er sagt[2]):

1) Darwin. The Effects of cross and self Fertilisation in the vegetable Kingdom, p. 419. London 1876.

2) Meehan. Varying Experiences. (The Nature vol. XVIII, p. 334. London 1878.)

„Die Bienen scheinen mir weniger durch die Farbe und den Duft der Blüten angelockt zu werden, als vielmehr von praktischen Rücksichten geleitet zu werden. Etwas Erfahrung lehrt sie, wie sie am vorteilhaftesten bei jeder Pflanzenart zu verfahren haben ..... Die weißen und roten Varietäten sind ihnen gleichwertig, sie verstehen die Arten an andern Merkmalen zu unterscheiden als an der Farbe.“

Christy stimmt den beiden Vorgenannten gleichfalls bei und fügt noch mit Bezug auf das verschiedenartige Verhalten der Bienen und Hummeln hinzu: „Die Bienen, welche oft längere Zeit eine und dieselbe Blütenart besuchen, weil sie dann von einer zur andern Blüte sich merken, wie sie am besten den Honig dieser Art erbeuten, und somit Zeit gewinnen, müssen etwas höhere geistige Fähigkeiten besitzen als ihre Verwandten, die Hummeln“[1]). — Er meint also, dass die Constance bei den Tieren die Folge einer gewissen Ueberlegung ist.

Plateau bezeichnet jedoch alle Erklärungen als unzureichend und nichtssagend, welche darauf hinauslaufen, dass wir den Handlungen der Tiere menschliche Motive unterlegen.

Da die Arthropoden höchst wahrscheinlich nicht den abstrakten Begriff der Zeit kennen, so darf man bei ihnen auch nicht die Zeitgewinnung als den bewussten Zweck gewisser Handlungen ansehen, sondern sie bleibt weiter nichts als die natürliche und unvermeidliche Folge derselben.

Plateau will vielmehr die Constance erklären, ohne den Insekten irgendwelche zum Ueberlegen und Nachdenken befähigende Geisteskräfte zuschreiben zu müssen, und findet als besten Erklärungsgrund die durch die Muskelbewegung hervorgerufene Ermüdung, welche nach allen Erfahrungen auch die stupidesten Tiere instinktiv zu vermeiden suchen.

Ein jedes Lebewesen wird die seinen Bedürfnissen dienenden Stoffe in seiner Umgebung stets mit dem geringsten Aufwand an Arbeit zu erlangen suchen. Das wird auch durch die Art und Weise bestätigt, wie eine Biene beim Einsammeln von Blütenstaub und Honig verfährt. Sie vermeidet beständig unnütze Kraftanstrengung, indem sie sich stets von einer Blüte auf die allernächste begiebt. Handelt es sich um quirlförmige, längst eines Stengels verteilte Blütenstände, so beginnt sie mit dem untersten Quirl und steigt von diesem mittelst einiger Flügelschläge zum nächsten auf; bei anderen zusammenhängenden Infloreszenzen gebraucht die Biene nicht die Flügel, deren schnelle Bewegung eine bedeutende Muskelanstrengung erfordert, sondern nur die Beine, um sich kriechend nach der nächsten Blüte zu begeben. Sind die Blüten der besuchten Art nur in geringer Zahl vorhanden, so dass die Biene ihren Bedarf aus ihnen nicht decken kann, so geht sie auch auf andere Blüten einer beliebigen Art über, die sich aber in nächster Nähe befinden. In allen in der Tabelle von Plateau

1) Christy. On the methodic Habits, etc., op. cit. p. 194.

angeführten Fällen von Inconstance bei *Apis* beträgt die Entfernung der nach einander besuchten Pflanzen verschiedener Art höchstens 1 m. Das Gleiche zeigt auch, abgesehen von einem Falle, die für *Anthidium* aufgestellte Tabelle.

Ganz verschieden hiervon benehmen sich die erwiesenermaßen inkonstanten Hummeln. Sie fliegen von einer Blüte zu irgend einer andern desselben Blütenstandes, indem sie einen Bogen durch die Luft beschreiben, und lassen meist bald von einer Pflanze ab, um sich dann auf eine andere oft weit entfernte zu begeben. Unter den 42 in der Tabelle aufgezählten Fällen von Inconstance bei *Bombus* finden sich 15, also mehr als ein Drittel, in denen die Hummeln nach einer 2, 3, 4, 5, sogar 10 und 11 m entfernten Pflanze weiterflogen.

Dieses abweichende Verhalten der Hummeln lässt sich nach Plateau vielleicht dadurch erklären, dass sie in weit höherem Maße die Fähigkeit besitzen, Arbeit zu leisten (capacité de travail), als die Bienen und deshalb nicht so leicht die unangenehme Empfindung der Ermüdung verspüren. Nach seinen früheren Versuchen[1]) vermögen auch z. B. 12 *Bombus terrestris* 0,157 g, 12 *B. lapidarius* 0,0942 g und 12 *Apis mellifica* 0,075 g vermöge der Bewegungen ihrer Flügel zu tragen. d. h. also die absolute Kraft ist ebenso wie die in kgm ausgedrückte, in der Sekunde geleistete Arbeit bei den Hummeln bedeutend größer als bei den Bienen.

Plateau hält also die Hypothese für berechtigt, die Constance bei den Hymenopteren als eine Folge einer geringeren physischen Leistungsfähigkeit aufzufassen, welche die betreffenden Insekten zwingt, ihre Bewegungen zu beschränken und den Arbeitsverbrauch dadurch auf ein Minimum herabzusetzen, dass sie möglichst auf derselben Pflanze verbleiben. Sie sind nur darum konstant, weil auch sie, wie jedes Lebewesen, ganz instinktiv eine vor völliger Befriedigung ihrer Bedürfnisse eintretende Ermüdung zu vermeiden suchen.

Diese von Plateau gegebene, durchaus als Hypothese anzusehende Erklärung der Constance unterscheidet sich, wie man sieht, von den von anderer Seite versuchten darin, dass sie die in Frage stehenden Handlungen als ganz unabhängig von irgendwelchen Ueberlegungen betrachtet, die natürlich den verschiedenen Graden der Intelligenz der einzelnen Apiden entsprechen würden.

Miltz.

Dr. M. v. Lenhossék, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen.

Mit zwei Abbildungen im Text. Verlag von Gustav Fischer, Jena 1903.

In diesem in der königlich ungarischen naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Budapest gehaltenen Vortrage stellt v. Lenhossék

---

1) Plateau. Sur la force musculaire des Insectes, 1re note (Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2e série, t. XX n° 11, octobre 1865) 2e note (ibid. t. XXII, n° 11, octobre 1866).

für die Metazoen ganz allgemein den Satz auf, dass die Ursachen der Entstehung von männlichen oder weiblichen Individuen einzig und allein darin gelegen seien, dass der weibliche Eierstock zwei Gattungen von Eiern enthielte: männliche und weibliche. „Das Geschlecht ist ausschließlich von der Mutter überkommen,“ während an der Vererbung sonstiger Eigenschaften Vater und Mutter Anteil haben, „da die gleiche Anzahl Chromosome (E. van Beneden, 1888) von dem väterlichen und mütterlichen Organismus“ in der befruchteten Eizelle vorhanden sind. Er unterscheidet also scharf „zwischen der Vererbung des Geschlechtes einerseits und der der sonstigen Eigenschaften andererseits“. Die väterliche Spermazelle bewirkt nach ihm also nur den Antrieb der Entwickelung der Eizelle und ist Träger der zu vererbenden väterlichen Eigenschaften. „So muss sich denn das männliche Geschlecht mit dem Gedanken abfinden, dass ihm jeder direkte Einfluss auf die Bestimmung des Geschlechtes vorenthalten und dass diese Bestimmung ausschließlich dem Organismus des weiblichen Individuums überlassen ist...“ Vier Punkte hauptsächlich werden zum Beweise obigen Satzes angeführt. Zunächst weist er auf die von Korschelt beobachtete Thatsache hin, dass ein kleiner Strudelwurm, *Dinophilus apatris*, zwei Arten von Eiern erzeugt: große und kleine, und dass aus den großen nur weibliche und aus den kleinen nur männliche Individuen nach der Befruchtung hervorgehen. Er hält es für unzweifelhaft, „dass hier das Geschlecht schon im Ei festgestellt ist und zwar vor der Befruchtung.“ Von dieser Basis ausgehend, will er untersuchen, „ob weitere Thatsachen und Beobachtungen aus dem Tierreiche mit dieser Annahme in Einklang gebracht werden können“. — Er glaubt, dass dieses der Fall sei bei den Erscheinungen der Parthenogenese. Die herrschende Ansicht ist hier, dass das Geschlecht davon abhängt, „ob sich ein Samenfaden mit der Eizelle vereinigt oder nicht“. Während also nach dieser Ansicht das Hinzutreten oder Wegbleiben der Spermazelle die Ursache der Geschlechtsdifferenz ist, ist nach v. Lenhossék's Ansicht dieses die Folge der Geschlechtsdifferenz der Eier; die eine Art von Eiern kann sich nur befruchtet, die andere nur unbefruchtet entwickeln. A. e. bei den Bienen wären nach der herrschenden Ansicht alle Eier von Haus aus männlich; wird das Ei nicht befruchtet, so entwickelt es sich zu einem Männchen, tritt aber Befruchtung ein, „so wird der ursprünglich männliche Charakter des Eies durch den Einfluss des Samenfadens zu einem weiblichen umgebildet.“ Nach des Verfassers Meinung „ist der verschiedene Geschlechtscharakter bereits den unbefruchteten Eiern der Eiröhren unabänderlich eingepflanzt“. Ein weibliches Ei bedarf nun zu seiner Entwickelung eines Samenfadens, ein männliches nicht. — Des weiteren führt der Verfasser zum Beweise seiner Behauptung Pflüger's Untersuchungen an Fröschen — als den Vertretern der höheren Tiere — an. Pflüger hatte von drei verschiedenen Orten Frösche bezogen, sie künstlich befruchtet und das Verhältnis der Geschlechter bei den Larven festgestellt. Es zeigte sich nun, dass

das Geschlechtsverhältnis der künstlich gezüchteten Frösche dem der sich im Freien fortpflanzenden annähernd gleich ist. Die anderen Ernährungsbedingungen und die übrigen durch die künstliche Zucht bedingten Einwirkungen hatten keinen Einfluss auf das relative Verhältnis der Geschlechter gehabt. Das Geschlecht der künstlich gezüchteten Frösche war also schon vor der Befruchtung bestimmt. Für seinen Satz beweisend hält v. Lenhossék viertens die Beobachtungen an menschlichen Zwillingen. Während die zweieiigen Zwillinge verschiedenen Geschlechtes sein können, sind die eineiigen immer gleichen Geschlechtes. Letztere Uebereinstimmung des Geschlechtes ist dadurch bedingt, dass die Zwillinge „Abkömmlinge einer und derselben Eizelle und damit auch Teilhaber ihres Geschlechtscharakters sind". Der Verfasser giebt hier zu, dass sich die Beweiskraft dieser Erklärung nur auf die befruchtete Eizelle erstreckt, hält es aber nach den vorher angeführten Thatsachen für wenig wahrscheinlich, dass die Spermazelle die Geschlechtsbestimmung bewirkt. — Im folgenden weist er die Behauptung, dass der (menschliche) Embryo in den Anfangsstadien seines Embryonallebens geschlechtlich nicht differenziert sei, zurück. Zum Schluss behandelt er die praktische Frage der willkürlichen Geschlechtsbestimmung beim Menschen, erörtert die Schenk'schen Theorien und weist sie zurück. A. H. K. [86]

Giard, A. Caenomorphisme et Caenodynamisme.

C. R. Soc. Biol. 6. XII. 1902. 3 p.

In der Caenogenese, der Abkürzung vorher komplizierter verlaufender Entwickelungsvorgänge hat man bisher zwar die morphologische Seite, den Caenomorphismus, eingehend ins Auge gefasst, aber nach des Verfassers Meinung das viel wesentlichere, die jene morphologische Aenderung erst bedingende Aenderung der physiologischen Vorgänge viel zu wenig beachtet. Er führt ein paar Beispiele an. Wenn unter den Archianneliden *Dinophilus caudatus* sein Weibchen in der Art befruchtet, dass er den Penis direkt durch eine beliebige Stelle der Körperhaut penetrierend in die Leibeshöhle stößt, so ist das ein „caenodynamischer" Vorgang, der als Caenomorphose eine auffallende Vereinfachung der bei anderen Archianneliden recht komplizierten weiblichen Genitalien erst nach sich zieht. Ungefähr dieselben Verhältnisse finden wir bei der *Taenia polymorpha* Rud. wieder. Und ganz etwas ähnliches sieht Verfasser in der Chalazogamie und Mesogamie bei den Pflanzen. Deswegen darf diesen Vorgängen nicht etwa, wie es seitens Nawaschin's geschah, eine fundamentale Bedeutung für phylogenetische Schlussfolgerungen beigelegt werden. [39]

Dr. P. Speiser (Bischofsburg, Ostpr.).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. **1. Mai 1903.** **№ 9.**

Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz.

Von F. Noll.

(Fortsetzung.)

Die Bedeutung der die Gestaltbildung beeinflussenden Substanzen wird aber sofort auf das ihnen zukommende bescheidene Maß zurücktreten bei der Ueberlegung, dass sie in dem Organismus doch jederzeit nur als auslösende Reize und nicht selbstherrlich und aus sich heraus bestimmend zur Geltung kommen und dass das, was als „ihre" Wirkung erscheint, im Grunde genommen nichts anderes ist als die Wirkung des gesamten Dominantensystems, das so eingerichtet war, der betreffenden Substanz selbst den Charakter einer sich organisch einfügenden Dominante zu verleihen und seine Konstellation dadurch so umzuschalten, dass dies oder jenes Lebensgetriebe in andere Bahnen gelenkt wird. Die Bedeutung dieser ausschlaggebenden Substanzen wäre demnach keine andere und keine größere als die gewisser dynamischer nichtstofflicher Reize, wie z. B. die des Lichtes, der Schwerkraft, der Erwärmung, der Erschütterung und Reibung. Auch diese dynamischen Reize vermögen ja metamorphotisch zu wirken, wie es die Photomorphosen, die Barymorphosen[1]) und andere Erscheinungen zweifellos lehren.

1) Sachs' Mechanomorphosen und Phylogenie, Flora 1894 und Sachs Physiol. Notizen, herausgegeben von K. Göbel, S. 94ff.

Die Ohnmacht eines solch „maßgebenden“ Stoffes an sich und die ausschlaggebende Bedeutung der Dominanten-Konstellation springt sofort in die Augen, wenn der Versuch gemacht wird seine Kraft einem anderen Dominantensystem gegenüber zu erproben, d. h. wenn man ihn auf eine andere Pflanze, oder auf ein anderes Organ derselben Pflanze, oder auch auf ein anderes Entwickelungsstadium desselben Organs einwirken lässt. Seine unter diesen Umständen offenbare Wirkungslosigkeit lässt dann auf das klarste hervorgehen, dass dem Stoff an sich nicht schlechthin formbestimmende Eigenschaften zugesprochen werden dürfen. Bringt ihm das Dominantensystem nicht eine Konstellation entgegen, derart, dass er als Anfangs-, End- oder Mittelglied in das Triebwerk hineinpasst, dann vermag er darin auch nicht organisatorisch mitzuwirken.

Insofern das Dominantensystem aber von einzelnen bestimmten Stoffen als solchen, auf deren Einfügung es abgestimmt ist[1]) und auf die es demgemäß reagiert, maßgebend beeinflusst wird, vermögen dieselben — sei es, dass sie von außen kommen oder im eigenen oder elterlichen Stoffwechsel gebildet werden —, in den ganzen Bedingungskomplex der Gestaltungs- wie der anderen Lebensvorgänge mitbestimmend einzugreifen; sie bilden dann einen wesentlichen Bestandteil der Dominanten. Da Bildung und Bestehen dieser „Stoffdominanten“, möglicherweise in bedingenden Beziehungen zu irgend welchen anderen stofflichen Bestandteilen des Protoplasmas stehen, so darf grundsätzlich keiner dieser Stoffe von der eventuellen Mitarbeit und Mitwirkung in dem embryonalen Plasma ausgeschlossen werden. Wenn im folgenden von der „embryonalen Substanz“ die Rede ist, so ist darunter demgemäß, auch von diesem Gesichtspunkte aus, das embryonale Plasma als Ganzes mit allen seinen Stoffen, allen seinen gröberen und feineren Organisationsverhältnissen, seinen gröberen und feineren Dominanten, zu begreifen. Einen besonderen Bestandteil einseitig herauszugreifen, oder gar hinein zu hypothetisieren, der für sich alles das leisten soll, was man dem Ganzen nicht zutrauen will, hat keine logische, ja kaum eine methodische Berechtigung, — wenn auch unsere ganze, in den Spekulationen und Sophismen antiker Philosophie geschulte und befangene Denkungsweise zu einer solchen „Erklärung“ neigt und sie wissenschaftlich verhältnismäßig zu hoch bewerthet.

In dem Bestreben reale komplizierte Verhältnisse und Vorgänge durch Einführung eines erdachten Einfachen (eines Idioplasmas

1) Für bestimmte Stoffe, die in der Rolle von Reizen Bedeutung für die Oekologie haben, ist die Aufnahme in das maßgebende Dominantensystem wohl ebenso vorgesehen wie die Aufnahme dynamischer Reize mit Hilfe besonderer Perzeptionsvorrichtungen.

u. dergl.) oder beschränkender Abstraktionen einer Erklärung zugänglicher zu machen, hat man das Verständnis der Wirklichkeit aber oft weit mehr erschwert als gefördert und an Stelle einer Erklärung des verwickelten Thatbestandes nur seine Verhüllung erreicht.

Selbst methodisch sind solche, nicht auf dem Range brauchbarer Arbeitshypothesen stehende Vorstellungen nicht unbedenklich und verhängnisvoll[1]), indem sie unwillkürlich auch die Fragestellung beeinflussen.

Man pflegt allgemein, in Wort und Schrift, seine Verwunderung darüber auszudrücken, dass aus der Eizelle einer Linde wieder ein Lindenbaum, aus der des Ahorns wieder — und zwar bis in das kleinste Detail seiner Histologie — ein Ahorn wird, während es doch viel wunderbarer sein würde, wenn aus dem Ei des Ahorns eine andere Pflanze oder gar ein Tier hervorgehen würde. Man hat sich eben daran gewöhnt in der Eizelle, gemäß dem mikroskopischen Bilde und hypothetischer Vorstellungen, ein an sich neutrales einfaches Plasmaklümpchen zu sehen (Nährplasma Nägeli's im Gegensatz zum Idioplasma), dem die Fähigkeit zur Linde zu werden, erst durch Linden-Idioplasma, Linden-Erbmasse oder -Pangene, bezw. vom Kern ausgehende, weil in diesem übertragene Determinanten und Anlagen aufgeprägt werden müsse.

Indem man philosophierend die Abstraktion der Merkmale des fertigen Organismus zu präexistierenden, präformierten „Anlagen“ materialisierte[2]) und in die Eizelle bezw. den Eikern verlegte, glaubte man eine Art Infektion des neutralen bezw. generisch indeterminierten Eizellenplasmas mit jenen Merkmalsträgern sich vorstellen zu müssen, bevor man ihre gewohnte Entwickelung[3]) für möglich und denkbar hielt.

Die Sachlage gewinnt ein anderes Ansehen, wenn man sich daran gewöhnt, das Ei einer Linde oder eines Ahorns bereits als eine junge Linde bezw. als einen jungen Ahorn zu betrachten, die

1) Um damit kein Missverständnis hervorzurufen will ich hinzufügen, dass ich den Wert der Hypothese, da wo sie am Platz ist, gebührend zu schätzen weiß (Jahrb. für wiss. Bot., 34. Bd. 1900, S. 457). Der Hypothesen, die mit dem exakten Erfahrungsschatz harmonieren, kann wohl die Wissenschaft als solche (das Wissen), nicht aber die Forschung entraten, wenn sie nicht planlos vorgehen will. Die Forschung ist im Gegensatz zur Wissenschaft, zum Besitz, ein Ringen und jeder Kämpfer oder Spieler wird seinen Operationen eine Hypothese über die ihm unbekannten Absichten und Mittel des Gegners zu Grunde legen müssen, wenn er erfolgreich sein will.

2) Auch das Idioplasma ist nach Nägeli's mechanisch-physiolog. Theorie der Abstammung (München-Leipzig 1884, S. 26) gewissermaßen das mikrokosmische Abbild des makrokosmischen Individuums.

3) Der Ausdruck „Entwickelung“ trägt in sich derart den Stempel präformistischer Anschauungen, dass er in epigenetischem Sinne durchaus zu vermeiden wäre, wenn der ursprüngliche Sinn noch wörtlich genommen würde.

in Bezug auf wahrnehmbare Organisationen noch außerordentlich rudimentär[1]) erscheinen, die aber, bei der Regeneration dieser wahrnehmbaren Organisationen während der Entwickelung, sich unzweifelhaft als rudimentäre junge Linde oder junger Ahorn erweisen[2]). Niemand nimmt Anstand eine Keimpflanze der Linde oder des Ahorns bereits als junge Linde oder als jungen Ahorn zu bezeichnen, obwohl ihre Keimblätter durchaus keine Aehnlichkeit mit den Blättern eines Linden- oder Ahornbaums verraten und auch die Mehrzahl aller Merkmale noch fehlt, die für den späteren Baum charakteristisch sind. Wir erkennen trotzdem in jenem Keimpflänzchen die junge Linde an, nur weil uns die Erfahrung lehrt, dass es sich dazu ausgestaltet. Gleichfalls ist es nichts anders als die Erfahrung, welche uns lehrt, dass aus der Eizelle die Linde hervorgeht und wir haben deshalb genau das gleiche Recht bezw. die gleiche wissenschaftliche Pflicht jene Eizelle, ebensogut wie diesen Keimling, als junge Linde anzusprechen. Der Keimling ist in seiner Weise freilich schon so weit sichtbar organisiert und ausgestaltet, dass er nach einmaliger Erfahrung jederzeit wieder als junge Linde sofort erkannt wird, während die Spezies-Organisation der Eizelle unserer Wahrnehmung entgeht, derart, dass ein Ei dem andern gleicht.

Wäre jene intimere Organisation wahrnehmbar, oder auch nur in einzelnen charakteristischen Punkten wahrnehmbar[3]), so würden wir in der äußerlich äußerst rudimentären Eizelle ebensogut die junge Linde anerkennen wie in dem, zu einem guten Teil ebenfalls noch rudimentären Keimling oder Embryo. Die Eizelle stellt eben nur das erste und primitivste Ausbildungsstadium, wie der Keimling ein mittleres und der alte Baum ein Endstadium, in dem Formenkreis der Linde dar.

Der aus dem Alltagsleben herüber genommene Begriff „Ei“ ist, sofern er etwas Besonderes, zum fertigen Organismus wie zum Embryo Gegensätzliches bezeichnet, zwar morphologisch berechtigt, entwickelungsgeschichtlich aber gefährlich, weil in der oben angedeuteten Weise zu Sondervorstellungen irreleitend. Entwickelungsgeschichtlich ist das befruchtete Echiniden-Ei schon eine junge Echinide wie irgend ein mehr oder weniger rudimentäres Embryonen- oder Larvenstadium. Oder ließe sich vielleicht ein Zeit-

1) rudimentum = der erste Anfang, Versuch.

2) Es ist hierbei nebensächlich, und nur im Hinblick und im Interesse der sexuellen, digenen Fortpflanzung von Bedeutung, dass die Eizelle auf den Stimulus der Befruchtung für ihre Weiterentwickelung angewiesen ist und dass ihre selbstständige parthenogenetische Entwickelung nicht allgemeiner beobachtet wird.

3) Nach Boveri (Ueber die Polarität des Seeigel-Eies. Verh. med.-phys. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 34, 1901, S. 161) ist z. B. ein junger *Strongylocentrotus* im Eizustande durch einen Pigmentring bereits von einem *Sphaerechinus* zu unterscheiden.

punkt oder ein Entwickelungsgrad angeben auf dem das Individuum erst anfinge zu existieren? Würde sich das Ei für gewöhnlich ohne die Entwickelungspause unmittelbar und parthenogenetisch weiter entwickeln, so wäre der Begriff des „Eies“ wohl überhaupt nicht entstanden und man hätte wohl statt dessen nie anders als vom einzelligen „Embryo“ gesprochen.

Man könnte diese ganze Auseinandersetzung und diese kritischen Definitions-Betrachtungen als eine überflüssige Wortspielerei verwerfen, wenn nicht eben in diesen verschiedenen Auffassungen sich verschiedene grundsätzliche Anschauungen und biologische Ausgangspunkte verbärgen[1]), die für das Verständnis der Erscheinungen keineswegs ganz gleichgültig sind. Es ist nicht dasselbe, wenn man sagt, das Ei ist bereits der junge Organismus, es ist bereits ein, wenn auch sehr primitiver Embryo, — oder aber das Ei wird erst zum Embryo bezw. zum jungen Organismus einer Species, denn in der zuletzt genannten Ausdrucksweise liegt die Quelle zu allen jenen mannichfaltigen Vererbungshypothesen der letzten 50 Jahre, die, wie erwähnt, auf eine Art Infektion des Eies mit elterlichen Erbstoffen hinauslaufen.

Wenn die Eizelle einer Linde bereits eine junge Linde ist, so braucht es eben keines Idioplasmas, keines Keimplasmas, keiner Pangene und keiner Erbmasse, um sie zur Ausbildung einer Linde erst zu befähigen und geschickt zu machen; die Eizelle in ihrer Totalität ist dann Erbmasse.

Es wird nach dem Vorausgegangenen wohl keinem Widerspruch mehr begegnen, wenn im folgenden als embryonale Substanz, sei es der Sexualzellen, sei es der Vegetationspunkte, abgesehen von allem hypothetischen Beiwerk, das jugendliche, bereits streng spezifisch (artlich) determinierte, aber für unsere Wahrnehmung noch mehr oder weniger rudimentäre, morphologisch unvollkommen differenzierte Plasma oder Gewebe in seiner Totalität angesprochen wird. Es ist die lebendige Substanz des Organismus im spezifischen Jugendzustande vor oder bei beginnender morphologischer Differenzierung, die ihrerseits den somatischen Zustand einleitet. Embryonales und somatisches Plasma werden als verschiedene Zustände betrachtet, die miteinander wechseln können[2]), indem auch der somatische Zustand in den embryonalen übergehen kann, — wenn er auch natürlich nicht so regelmäßig und, als morphologisch differenzierter Zustand, in den undifferenzierten nicht so glatt übergeht wie umgekehrt und naturgemäß der embryonale, noch undifferenzierte Zustand in den differenzierten, somatischen. Die grundsätzliche Forderung einer Kontinuität der embryonalen Substanz

---

1) Vgl. die Ausführungen S 281 ff.

2) Konform den Auffassungen Reinke's und Göbel's.

fällt damit, wie schon oben erwähnt, von selbst fort. Auch liegt keine Veranlassung vor, die somatisch differenzierten Protoblasten, etwa einer Spirogyra, als „embryonal" zu bezeichnen oder ein kompletes Keimplasma als Gemengteil dieser Protoblasten anzunehmen, nur weil sie, sich teilend, den Vegetationskörper ergänzen. Wir konstatieren bei Spirogyra, wie auch bei anderen ähnlich sich verhaltenden Pflanzen (Bakterien, Desmidiaceen, Diatomaceen), lediglich, dass auch somatisch differenzierte Zellen sich unter Umständen teilen und vermehren können, was übrigens auch bei höheren Pflanzen der Fall ist und bei dem postembryonalen Wachstum, zumal der Blätter und Früchte, gar nichts Seltenes ist.

Dem embryonalen Zustand des Plasmas sind, der Natur der Sache nach, zeitliche oder räumliche Grenzen gesetzt; sofern er neben dem somatischen besteht, kommt eine gewisse Arbeitsteilung zum Ausdruck wie in der ontogenetischen Entwickelung hochdifferenzierter Pflanzen, so auch auf den verschieden hohen Differenzierungsstufen systematischer Gruppen. Die Arbeitsteilung, die Trennung in verschieden aussehendes und funktionierendes, embryonales und somatisches Plasma kann daher mehr oder weniger ausgebildet oder aber überhaupt nicht durchgeführt sein. Besonders in der Reihe der Algen sind dafür lehrreiche Beispiele in allen Abstufungen zu finden. Es ist auch verständlich, dass da, wo bei autotropher Ernährung diese Arbeitsteilung morphologisch nicht durchgeführt ist, die somatische Differenzierung, die zu selbständigem Dasein befähigt, im Charakter vorherrschen muss (Konjugaten, Diatomaceen etc.) während bei metatrophen und paratrophen Organismen (Bakterien etc.) im großen und ganzen der embryonale Charakter des Plasmas dabei mehr betont bleiben kann [1]), — worauf später in anderem Zusammenhang noch einmal zurückgekommen werden wird.

In embryonalem Zustande tritt das Plasma der Konjugaten nicht räumlich, sondern zeitlich differenziert auf bei der Bildung der Sporen, räumlich gesondert vornehmlich bei Pflanzen (wie auch im Tierreich bei gewissen Hydroidpolypenstöcken), die ein sogenanntes „Spitzenwachstum" besitzen. Charakteristisch für das, was man gewöhnlich als Spitzen-„Wachstum" zu bezeichnen pflegt, sind gerade die embryonalen Neubildungsvorgänge, die den Pflanzenkörper durch Schaffung neuer Organe bereichern und ergänzen, wobei das Wachstum, bei höheren Pflanzen wenigstens, keineswegs hier lokalisiert ist, sondern meist mehr oder weniger hinter der eigentlichen embryonalen Region seine größten Werte erreicht. Nur bei gewissen niederen Pflanzen und einzelnen Teilen höherer Pflanzen (Wurzelhaaren, Pollenschläuchen) fällt das Wachstum mit der

---

1) womit zugleich eine raschere und bedeutendere Vermehrung verknüpft ist.

Neubildungsregion z. T. völlig zusammen, findet also thatsächlich ein echtes Spitzenwachstum statt. Bei dem, was man im allgemeinen Spitzenwachstum nennt, kommt es aber, zumal bei höheren Pflanzen, nicht so sehr auf das Wachstum, die Größenzunahme, als vielmehr auf die embryonalen Neubildungen an. Dieser an der Spitze der Zweige und Wurzeln stetig oder periodisch sich abspielende Gestaltungsprozess mag deshalb hier den Neubildungsprozessen am Ei bezw. am Fötus, auch durch die Bezeichnung, als Akrogenese', näher angegliedert werden[1]).

Bei vielen Pflanzen setzt die Akrogenese die fötale Ontogenese unmittelbar fort, indem ein Rest der embryonalen Substanz der Eizelle als Vegetationspunkt morphogen thätig bleibt. Besonders deutlich tritt dieses Verhältnis bei den Gefäßkryptogamen zu tage, wie beispielsweise bei den Farnen. Hier bleiben bei der Segmentierung der Eizelle polar sich gegenüberstehende Reste der letzteren als Scheitelzellen des Stammes und der Wurzel dauernd in embryonalem Zustande und morphogener Thätigkeit, ganz ähnlich wie bei den „offenen" Gefäßbündeln der Koniferen und Dikotylen Reste des Prokambiums embryonal als Kambium erhalten bleiben, während bei den „geschlossenen" Gefäßbündeln der Monokotylen das embryonale Gewebe restlos in somatischem aufgeht. Im Gegensatz zu den meist in sich geschlossenen tierischen Embryonen träfe man wohl eine wesentliche Differenz der Organisation, wenn man die Embryonen der akrogenetisch sich ergänzenden Pflanzen auch gleichsam als noch „offene" bezeichnen würde[2]), deren embryonale Substanz in der fötalen Entwickelung nicht verbraucht wird und deren Entwickelung erst während ihrer somatischen Selbständigkeit, bei Annuellen oder Biennen mit der Bildung von Blüte und Frucht, ihren Abschluss findet. — Wo die Akrogenese die Embryogenese unmittelbar fortsetzt, ist zwar die Kontinuität der embryonalen Substanz praktisch verwirklicht, aber sie ist keine grundsätzliche biologische Notwendigkeit.

Auf die von Göbel hervorgehobene Verschiedenheit der embryonalen Substanz der Vegetationspunkte und der der Eizellen und die dementsprechenden besonderen Leistungen der Onto- und Akrogenese wird erst an anderer Stelle näher eingegangen werden können.

Bei den höchst differenzierten Formen der Pflanzenwelt treten bekanntlich außer den embryonalen Herden für die Akrogenese noch embryonale Zonen für den interkalaren Zuwachs einzelner Organe, so von Blättern, Stengelteilen u. dgl., auf. Das Kambium,

1) Abgesehen davon, dass dieser Ausdruck die Sachlage treffender kennzeichnet als der andere und dadurch an sich einen methodischen Vorteil bietet, auf den ich in der folgenden Darstellung nicht gern verzichten möchte, schließt er auch Missverständnisse in Nichtbotanikerkreisen sicher aus, was seine Einführung hier entschuldigen mag.

2) Wie ich eben nachträglich bei Driesch finde (Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie, S.A. aus den Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet Wiesbaden 1902 S. 937) bezeichnete dieser Autor die Hydroidstöcke wie auch die Kormophyten bereits vor 9 Jahren als „offene Formen" (Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwickelung, Leipzig 1894, S. 105 ff.). Als charakteristisch für die „offenen Formen" wird hier (S. 107) angegeben: „Die Teile entstehen hier nacheinander, nicht auseinander, um mit diesem, zwar nicht ganz korrekten, Ausdruck das Wesentliche der Differenz zu kennzeichnen."

das den Zuwachs in radialer Richtung vermittelt und dessen interfascikulare Segmente deutlich aus somatischen Parenchymzellen hervorgehen, sowie das in Stengeln zumeist aus somatischen Kollenchymzellen hervorgehende Phellogen [1]), dienen ebenfalls interkalarem Zuwachs des Pflanzenkörpers, können aber, wie bekannt, unter Umständen, wie bei Verstümmelungen, (mit Ausnahme des spezialisierten Phellogens), leichter als bereits somatisch differenzierte Gewebe zur Bildung adventiver Vegetationspunkte übergehen.

Es mag hier besonders, weil für die später dargelegte Auffassung bedeutsam, hervorgehoben werden, dass in allen diesen Fällen, sei es, dass es sich um Neubildung von Organen oder aber bloß um interkalaren Zuwachs oder auch nur um Bildung schützender absterbender Korklagen handelt, der histologische Charakter des embryonalen Plasmas und der embryonalen Gewebe im wesentlichen ganz der gleiche ist [2]). Dichtes Gefüge des Protoplasmas, dem gröbere Plasma-Einschlüsse noch fehlen oder nur in rudimentärem Zustande zukommen, und der Reichtum an keineswegs rudimentären, relativ großen wohlausgebildeten Zellkernen, die dicht zusammengelagert, neben dem erwähnten Fehlen der Vakuolen und ergastischer Gebilde [3]), in zellulären Pflanzen vornehmlich die Kleinheit der embryonalen Zellen bedingen.

II.

Die Beobachtungen, die nun mitgeteilt und diskutiert werden sollen, wurden an marinen Siphoneen, vornehmlich an *Bryopsis muscosa Lamour.* gemacht, die, weil sie im Aquarium leicht kultivierbar ist und dabei gegen experimentelle Eingriffe wenig empfindlich sich zeigt, s. Z. auch als besonders geeignetes Objekt für die Umkehrversuche sich erwiesen hatte [4]).

Wie andere Siphoneen, so bildet auch die genannte *Bryopsis*

---

1) das bei der Borkebildung sogar aus sehr alten somatischen Elementen der sekundären Rinde sich bildet.

2) Die histologischen Besonderheiten der embryonalen Zellen wurden bisher meist einseitig in Beziehung zur Neubildung von Organen gebracht; wenn sie sich in gleicher Weise bei der Bildung alsbald absterbender Korkhäutchen finden, denen nicht die Summe von Anlagen zu übertragen ist wie jugendlichen Organen, so spricht das also kaum für jene früheren Deutungen.

3) „Ergastische Gebilde" bei A. Meyer (Bot. Ztg. 1896 Heft 11 und 12) u. A. v. Kölliker (Die Energiden von v. Sachs im Lichte der Gewebelehre der Tiere. Verh. Phys.- med. Gesellsch. Würzburg 1897 S. 20).

4) Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. III, 1888, S. 466. Hier auch (S. 469) eine etwas schematisierte Abbildg., die übrigens auch in O. Hertwigs „Zellen und Gewebe" Bd. II S. 131 und in Pfeffer's Pflanzenphysiologie 2. Aufl. II. 1. Hälfte, 1901, S. 189 zu finden ist.

einzellige[1]) oder doch ursprünglich[2]) einzellige, aber trotzdem stattliche Vegetationskörper. Aus dem im Substrate ausgebreiteten Wurzelsystem erheben sich schlanke, orthotrope Stämmchen, an denen seitlich, meist in zwei gegenüber stehende Reihen geordnet, plagiotrope Fiedersprosse mit begrenztem Längenwachstum stehen. Es kommt zuweilen vor, dass sich diese Fiedersprosse auch selbst noch einmal mehr oder weniger reichlich verzweigen. In den somatischen Teilen bekleidet das Plasma in dünner Schicht die Membran, so dass zumeist nur eine Lage der mehr oder weniger länglichen Chlorophyllkörper und der sehr kleinen runden Kerne Platz findet. Seltener, und zwar meist an stark beleuchteten Standorten, findet man die Chlorophyllkörper stellenweise übereinander geschoben und die Pflänzchen dadurch von schwärzlicholivengrüner Färbung.

Am Stammscheitel geht die dünne Lage somatischen Plasmas über in eine dichte Ansammlung embryonalen Plasmas von grauweißlicher bis milchweißer Farbe, in dessen körniger Masse sehr zahlreiche Kerne, aber keine Chlorophyllkörper, auch nicht in Form von Leukoplasten, Aufnahme gefunden haben. Aehnliche, nur schwächere Kappen embryonalen Plasmas finden sich auch an den Spitzen der noch wachsenden Fiedersprosse, während die Spitzen der dünnen Wurzel- bezw. Stolonenschläuche[3]) meist mit sehr dichten Pfropfen solchen Plasmas erfüllt sind. Im Stämmchen und im Wurzelsystem vermittelt das embryonale Plasma die stetige Akrogenese; in den Fiedersprossen verliert sich die Ansammlung mit dem Abschluss des Wachstums, geht aber unter Umständen, unter denen die Fiedersprosse zu selbständigen Individuen auswachsen, ebenfalls in „unbegrenzte" akrogenetische Thätigkeit über.

Bereits im Winter 1886/87 hatte ich in Neapel gelegentlich der Beobachtungen, welche die maßgebende Bedeutung der Hautschicht für die Perzeption der Außenwelt-Reize sowie für die Ausführung der Orientierungsbewegungen und gewisser Gestaltungsvorgänge erwiesen[4]), feststellen können, dass das embryonale Plasma

1) Die von Sachs als nicht cellulär bezeichneten, aus einer Vielheit von Energiden bestehend gedachten Siphoneen sind meines Erachtens als einzellig, ihr Inhalt als eine einzige vielkernige Energide zu betrachten, insofern nur eine Hautschicht vorhanden ist. (Ueber die Umkehrversuche mit *Bryopsis* nebst Bemerkungen über Zellen und Energiden. Ber. d. deutsch. Botan. Ges. Bd. 18, 1900, S. 444.)

2) Nachträglich kann der Zusammenhang des Protoplasmas einzelner Glieder mit dem des ganzen Vegetationskörpers durch lokale Membranverdickungen mehr oder weniger oder ganz unterbrochen werden.

3) Ueber die Umkehrversuche etc. l. c. S. 446.

4) Naturwissenschaftl. Rundschau 1888 Nr. 4 und 5. Heterogene Induktion S. 53 und Sinnesleben der Pflanzen S. 54.

am Scheitel der Siphoneen nicht, wie allgemein behauptet und angenommen wird, sich in relativer Ruhe befindet, sondern in steter, wenn auch langsamer Bewegung an der allgemeinen Beweglichkeit und der Wanderung des Plasmas im Siphoneenkörper teilnimmt. Bei der großen prinzipiellen Bedeutung, welche dieser Beobachtung zukommen musste und bei den weitgehenden Konsequenzen, die sich bezüglich der Rolle der Zellkerne an den Neubildungsherden sowie anderer dabei bisher für wesentlich gehaltener Faktoren daran knüpften, wurden die Versuche täglich wiederholt und kontrolliert. Die langsamen, aber sehr deutlichen Verschiebungen der Zellkerne und sonstiger sichtbarer Einschlüsse und Ungleichheiten des embryonalen Plasmas wurden unter den größten Vorsichtsmaßregeln und an möglichst zahlreichen Objekten, sowohl mit Hilfe des Zeichenapparates als auch der Mikrometerskala, immer von neuem wieder festgestellt und gemessen. Es zeigte sich, dass sie um so lebhafter waren, je substanzärmer, also je dünner die embryonale Ansammlung an der Spitze entwickelt war. Am raschesten vollzog sich daher die Wanderung unter dem Scheitel in plasmaarmen Pflanzen, wie sie in schwacher Beleuchtung erhalten werden.

Wenn aber auch kein Zweifel an der Thatsache der langsamen Wanderung des Scheitelplasmas bestehen blieb, so schien mir andererseits die Fortdauer des völlig normalen Zustandes während der Beobachtungszeit nicht in gleicher Weise sichergestellt. Es deuteten zwar alle Nebenumstände und Feststellungen auf die Fortdauer desselben und auf normales Fortschreiten des Wachstums während der Beobachtung hin; es war aber immerhin bei den mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln[1]) eine Täuschung, wenn zwar sehr unwahrscheinlich, so doch nicht völlig aus dem Bereiche der Möglichkeit ausgeschlossen. So konnte ich mich zu einer Publikation und theorethischen Diskussion der Beobachtungen nicht entschließen und begnügte mich mit der gelegentlichen Erwähnung derselben in anderen Arbeiten[2]).

Die Gelegenheit, die Beobachtungen noch einmal unter Anwendung völlig zuverlässiger Methoden und Kontrollmittel zu wiederholen, ließ länger als erwünscht auf sich warten und bot sich erst nach Fertigstellung des neu errichteten pflanzenphysiologischen Versuchshauses an der Landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf. Das Siphoneen-Material, das die Zoologische Station

1) Die Beobachtungen fielen in die letzte Zeit meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station; ein Wunsch nach Beschaffung weiterer Beobachtungsmittel, den die Direktion, wie stets, in der liberalsten und liebenswürdigsten Weise erfüllt haben würde, wurde deshalb meinerseits nicht mehr geäußert.

2) So am ausführlichsten in der naturwiss. Rundschau 1888. Nr. 5. S. 59.

in Neapel mir gütigst übersandte[1]), wurde in großen kubischen Glasgefäßen (Akkumulatorenbecken der Hagener Akkumulatoren-Werke) in natürlichem Seewasser (geliefert von der Biolog. Anstalt auf Helgoland) im Glashaus kultiviert. Unter Beobachtung der erforderlichen Kulturbedingungen[2]) entwickelten sich die Algen bald außerordentlich üppig, so dass in kurzer Zeit das beste, weil bereits an künstliche Kulturbedingungen gewöhnte Pflanzenmaterial in Fülle zur Verfügung stand. Andere, kleinere Aquarien, denen Plätze mit geschwächter Lichtintensität angewiesen waren, wurden mit Ablegern dieser Mutterstöcke bepflanzt, und aus diesen das geeignete Material für die Beobachtungen entnommen. Zu diesem Zwecke wurden einzelne Büschel in eine flache Schale mit Seewasser gebracht und mittels raschen Schnittes einer scharfen Nickelscheere die Stämmchen von dem Rhizoidensystem abgetrennt, worauf erstere 18—24 Stunden zur Ausheilung der Wunde in Ruhe sich selbst überlassen blieben. Mittlerweile wurden die Beobachtungsgefäße hergerichtet. Da es darauf ankam, den Vegetationsscheiteln der vollkommen ungestört weiter wachsenden Pflänzchen mit starken Vergrößerungen möglichst nahe kommen zu können, mußte für die Behälter sehr dünnes, reines und ebengeschliffenes Glas von gleichmäßiger optischer Beschaffenheit gefordert werden. Solche fanden sich unter einer Auswahl Absorptions-Küvetten[3]) für spektroskopische Beobachtungen in genügendem Maße vor. Es handelte sich sodann darum, die Versuchspflänzchen möglichst nahe der einen Glaswand anzusiedeln und sie zu veranlassen möglichst nahe und parallel derselben weiterzuwachsen.

Die halb mit Seewasser gefüllten Küvetten wurden zu diesem Zweck zunächst mit einer Lage feinen ausgewaschenen Rheinsandes beschickt und dann so schräg gestellt, dass der Sand auf die nach unten gerichtete hintere Glaswand in schräger Böschung überfiel. Nun wurde die Küvette vorsichtig, unter möglichster Vermeidung von Erschütterungen, aufgerichtet und um ein weniges nach vorne übergeneigt, derart, dass die Böschung des Sandes sich nur wenig verflachte und noch möglichst steil nach hinten aufsteigend erhalten blieb. Aus den flachen Schalen wurden dann die geeignetsten Stämmchen, um sie nicht berühren zu müssen, in eine Glasröhre vorsichtig eingesogen, die Glasröhre an die Vorderwand der Küvette eingeführt und dort ruhig gehalten bis das Versuchsobjekt durch seine eigene Schwere, mit dem basalen Ende vorwärts, auf der

1) Die Algen kamen, in nasses Filtrierpapier und Stanniol verpackt und als Warenprobe versandt, stets gesund und lebenskräftig in Bonn an.

2) Vgl. Noll, Ueber die Kultur von Meeresalgen in Aquarien, Flora 1892, S. 281. Oltmanns, Ueber die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., 23 Bd., 1892, Heft 3 und Flora 1895, S. 1.

3) Geliefert von der Firma Geissler Nachf. in Bonn.

Vorderwand in die Sandfurche langsam hinabgeglitten war. Auf diese Weise wurden 6—8 Versuchspflänzchen in gleichen Abständen neben einander eingeführt, vermittelst eines langen, oben kugelig abgeschmolzenen Glasfadens behutsam gerade gerichtet und dann die Küvette vorsichtig weiter nach vorne übergeneigt, bis dass der Sand von der Böschung langsam in die vordere Furche überrollte und die basalen Enden der Stämmchen begrub und fixierte. Durch vorsichtiges Klopfen an die Behälter konnte dieser Erfolg beliebig beschleunigt und verstärkt werden. Die Stämmchen saßen nun in geordneten Reihen dicht an der Glaswand der nunmehr mit Seewasser weiter aufgefüllten Behälter und es musste nur noch dafür gesorgt werden, dass sie weiterwachsend ihre günstige Lage nicht änderten. Zu diesem Behufe wurden die Küvetten in die feuchte Kammer des Versuchshauses gebracht, deren Vorder- und Oberwände aus Glas bestehen, deren Rückwände durch berieselte Bimssteinbekleidung, und deren Boden durch Sphagnum-Rasen nass erhalten werden. Die Beleuchtung wurde durch Lichtschirme so reguliert, dass das schräg (von oben und etwas von vorne) einfallende Licht auf einen geraden Wuchs der heliotropischen Stämmchen, parallel der Glaswand, hinwirken musste. Die Sandschicht wurde dabei durch Sphagnum-Polster ringsum verdunkelt, damit die Ausbildung der Rhizoiden nicht gehemmt wurde. Unter diesen Umständen waren die Versuchspflänzchen bald in lebhaftester Weiterentwickelung begriffen und für die Beobachtung geeignet. Einige Zeit vor Beginn derselben wurden die Küvetten erschütterungsfrei aufgestellt[1]) bezw. in mehrere massive Stative zugleich erschütterungsfrei eingespannt. Mittelst eines Leitz'schen Horizontal-Mikroskops (Okular 1 oder 3, Objektiv 6 oder 7), wurde dann der Vegetationsscheitel eines *Bryopsis*-Stämmchens eingestellt. Als Marken für die Zuwachsgrößen waren kleine organische oder anorganische Detritus-Partikelchen oder kleine an der Glaswand unbeweglich festsitzende Organismen, teils auch kleine Schrammen und dergleichen Kennzeichen im Glase selbst, genugsam vorhanden, um die Anbringung einer künstlichen Skala überflüssig zu machen. Jedem Versuchsobjekt wurde ein ganzer Beobachtungstag speziell gewidmet; einzelne derselben kamen an mehreren Tagen zur Beobachtung, sodass im ganzen an 20 Beobachtungstagen 15 Versuchspflanzen eingehend untersucht wurden.

Vier bis fünf Stunden lang wurden die Objekte anhaltend betrachtet und je nach der Geschwindigkeit der Bewegung alle fünf bis alle zehn Minuten gezeichnet. In der übrigen Zeit des Be-

1) Der feste Zementboden des Versuchshauses liegt ebener Erde, weit ab von der Straße, im Garten; einzelne massive, auf solide fundierten Steinpfeilern ruhende, mit dicken Glasplatten abgedeckte Steintische ermöglichen die erschütterungsfreie Beobachtung selbst bei stärkster Vergrößerung.

obachtungstages wurde die jedesmalige Veränderung des mikroskopischen Bildes in größeren Zeiträumen (viertel- bis halbstündlich) festgestellt und zeichnerisch kontrolliert. Um sichtbare Anhaltspunkte in der Masse des embryonalen Plasmas ist man dabei selten verlegen. Neben den Kernen, die als kleine, helle, lichtbrechende Körperchen dem geübten und an sie gewöhnten Auge nicht entgehen, sind es eingeschwemmte Chlorophyllkörper, zusammengeballte Massen etwas abweichender Konsistenz und andere mikroskopisch erkennbare Ungleichheiten bezw. Einschlüsse, welche durch ihre Ortsveränderungen die Bewegungsvorgänge unschwer verfolgen lassen. Mit Hilfe dieser distinkten Merkzeichen ließ sich nun, ebenso wie s. Zt. in Neapel, die Bewegung des embryonalen Plasmas jeder Zeit wieder, auch bei unzweifelhafter Fortdauer der gewohnten Kulturbedingungen und bei ungestörter Akrogenese, feststellen. Von besonderem Interesse ist dabei die Thatsache, dass die Verschiebungen nicht nur innerhalb des embryonalen Plasmas stattfinden, sondern dass Teile dieses Plasmas sowohl in die somatischen Partieen abfließen, als auch aus diesen rekrutiert werden. Diese Vorgänge lassen sich bei verhältnismäßig dünnen embryonalen Kappen leichter verfolgen als bei dickeren. Es wurde ja oben bereits erwähnt, dass die Bewegungen in substanzarmen Kappen bei weitem lebhafter vor sich gehen als in dichtgefüllten Spitzen; in den dichten Pfropfen, welche die Scheitel voll beleuchteter *Bryopsis*-Pflänzchen streckenweise ausfüllen, die bei gedrungenem Wuchse von Plasma strotzen, ist demgemäß die Bewegung eine sehr träge[1]).

In den Scheiteln von Pflänzchen, die in gedämpftem Lichte bei spärlichem Plasmagehalt rasch in die Länge wachsen, spielen sich die Verschiebungen aber oft so rasch ab, dass das aufgezeichnete mikroskopische Bild nach 5 Minuten bereits ein ganz anderes ist und nur durch ständige Beobachtung der Uebergang aus einer in die andere Konstellation zu vermitteln ist. Man gewinnt dabei sehr bald den Eindruck, dass bei der Wanderung der Ersatz aus den somatischen Teilen den Uebergang aus der embryonalen Masse in die somatischen Teile überwiegt, ein Eindruck, der in eingehenderen Schätzungen, Messungen und Zählungen seine exakte Bestätigung findet. Dies ist bei dem überwiegenden Plasmaverbrauch während der Akrogenese ja auch erklärlich, eigentlich selbstverständlich.

Das „Embryonalwerden“ der in den Stammscheitel übertretenden somatischen Plasmaströme erfolgt, soweit die sichtbaren Ver-

1) Sucht man mit Berthold (Protoplasma-Mechanik S. 122) und anderen Autoren den Sitz der treibenden Kräfte der Plasmabewegung an der Grenze des Zellsaftes, wo die Bewegung auch stets am lebhaftesten ist, so ist die mitgeteilte Erscheinung durchaus verständlich.

änderungen allein in Betracht gezogen werden, sehr einfach. Das somatische Plasma, von mehr wasserheller durchsichtiger Konsistenz, arm an körnigen Einschlüssen und augenscheinlich sehr wasserreich, schließt neben zahlreichen kleinen Kernen die großen Chlorophyllkörper ein, wobei letztere oft als kleine Höcker nach dem Zellsafte zu vorragen. Die Kerne schwimmen zwischen den Chlorophyllkörpern, wobei die der Membran zugekehrte Fläche der Chloroplasten meist tiefer eintaucht in die Plasmamasse, sich der Membran also mehr nähert als die Kerne[1]).

Mit dem Embryonalwerden ist nun eine sichtbare Umlagerung verknüpft, die augenscheinlich mit Aenderungen des Wassergehaltes zusammenhängt oder doch wenigstens dadurch leicht erklärt werden könnte. Diese Annahme mag deshalb der nachfolgenden kurzen Schilderung, in Ermangelung einer besseren Einsicht, zu grunde gelegt werden.

Mit dem Eintritt in die Spitze verändert sich das Aussehen des somatischen Plasmas, indem es in gleichem Maße dichter (stärker lichtbrechend) und körniger wird; in gleicher Weise scheinen die Kerne wasserärmer und stärker lichtbrechend zu werden[2]), während die Chloroplasten nicht in gleicher Weise beeinflusst werden, sondern unverändert ihre Dichte beibehalten und deshalb aus der dichteren Masse (wie Holzstücke aus dem Wasser) ausgestoßen werden. Sie bleiben an der freien Oberfläche der embryonalen Masse „schwimmend“ zurück, während die Kerne mit in dieselbe hineingenommen werden; die embryonale Kappe ist daher kernhaltig aber chlorophyllfrei.

Die körnige Trübung des ziemlich wasserhellen somatischen Plasmas beim Embryonalwerden hat nichts Auffallendes oder Exzeptionelles an sich, wenn man an die raschen Uebergänge des hyalinen in den körnigen Zustand, und des umgekehrten Vorganges, bei dem Plasma der Amöben denkt. Hier werden beispielsweise die Pseudopodien bei dem Einziehen rasch trüb wie auch bei den polaren Guttulinen das hyaline Vorderende sich körnig trübt, wenn die Richtung der Polarität sich ändert[3]). Derartige Trübungen treten unter Umständen bei Amöben, Rhizopoden unter dem Auge des Beobachters sehr rasch, fast momentan auf. Auch die Umlagerungen der plasmatischen Inhaltskörper, wie sie an der Vegetationsspitze der *Bryopsis* auftreten, sind keine

---

1) Bei Valonia sind die Kerne **über** den Chloroplasten gelagert, zwischen diesen und dem Zellsafte. (Schmitz, Bau der Zellen d. Siphonocladiaceen. Sitzber. d. Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde, Bonn, 5. Mai 1879.)

2) Dasselbe giebt Fr. Schwarz (Die morphol. und chem. Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, V. Bd., S. 80) für die Kerne in den Vegetationspunkten der höheren Pflanzen an.

3) Vgl. Berthold, Protoplasma-Mechanik 1886. S. 98, 114 und 193.

Seltenheit, besonders nicht bei Algen. Berthold bezeichnete sie als „Inversionen" und führte eine ganze Reihe dieser Fälle an[1]), die zumal mit der embryonalen bezw. somatischen Veränderung des Plasmas zusammenzuhängen pflegen. Auch bei Schmitz finden sich zahlreiche Beobachtungen über Inversionen mitgeteilt[2]). So treten u. a. bei der Bildung der Syngameten bei *Vaucheria* die Kerne durch die Schicht der Chloroplasten nach außen, wo sie mit den Cilien in Verbindung treten; nach dem Festsetzen der Schwärmer konnte Schmitz am lebenden Material, zusammengehend mit der „Dehnung" der Schwärmer[3]) wieder die Umstellung der Inhaltskörper in die frühere Anordnung verfolgen, worauf die Keimung beginnt. Nimmt man an, was mit den optischen Eigenschaften, der Beweglichkeit und der Konsistenz in bester Uebereinstimmung steht, dass mit der größeren Nähe an der Zellmembran das Plasma an Dichtigkeit zunimmt, dass es aber, je näher dem Zellsafte, um so wasserreicher und um so weniger dicht wird, so lassen sich auch in diesen Fällen die Umlagerungen aus der Veränderung des spezifischen Gewichtes schon teilweise rein physikalisch verstehen. Die mehr oder weniger weit reichende Mitwirkung aktiver, vitaler Kräfte (Taxieen etc.) soll damit natürlich nicht in Abrede gestellt werden[4]), wobei die Entscheidung über die maßgebenden Ursachen in jedem einzelnen Falle der speziellen Untersuchung anheimfallen müsste.

1) Berthold l. c. S. 10ff. S. 267. Berthold teilt an letztgenannter Stelle mit, dass da, wo Plasmaansammlungen in wachsenden Scheiteln sich finden, die Farbkörper darin fehlen oder weitab davon unmittelbar am Zellsafte liegen, während die Kerne nach der Wand zu verschoben sind. Bei den Scheitelzellen von Griffithia die mit Plasma ganz ausgefüllt sind, liegen die Farbkörper im Zentrum, das farblose Plasma mit den Kernen nach der Peripherie zu. Von besonderem Interesse ist die Feststellung, dass auch an der interkalaren Zuwachszone bei Griffithia das Plasma inverse Lagerung aufweist.

2) Schmitz, Ueber die Zellkerne der Thallophyten. Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn 4. Aug. 1879. Bau der Zellen der Siphonocladiaceen l. c., Zellkerne der Thallophyten l. c. 7. Juni 1880.

3) Also doch wohl einer Wasseraufnahme?

4) Bei den Orientierungsbewegungen der Chloroplasten gegenüber Lichtreizen liegen wohl ganz unzweifelhaft derartige vitale Wirkungen vor, über deren Zustandekommen man sich freilich noch keine Vorstellung zu bilden vermag. Merkwürdige Beobachtungen, die ich seinerzeit in Neapel machen konnte, zusammen mit einzelnen, allerdings auch anders zu deutenden histologischen Befunden und Abbildungen (vergl. Swingle, Zur Kenntnis d. Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen [in Strasburger Cytologische Studien aus dem Bonner Bot. Institut. Jahrb. f. wiss. Bot. 30. Bd. 1897 Heft 2 u. 3] Tafel XV, XVI, auch einzelne Bilder auf Strasburger's Tafeln XVII und XVIII, ebenda) scheinen fast darauf hinzudeuten, dass die Farbkörper einem besonderen Stroma innerhalb des Cytoplasmas eingebettet sind, dessen Bewegungen von denen des Cytoplasmas unter Umständen unabhängig erfolgen und die einheitlichen Orientierungsbewegungen der Chloroplasten bewirken, so auch bei manchen Siphoneen (*Caulerpa*) ihr Nichteintreten in Rhizoide, trotz der in diese eintretenden Strömungen von Cytoplasma.

Die direkte Beobachtung der Inversionsvorgänge am Stammscheitel der Bryopsis macht, in diesem Falle wenigstens, die Mitwirkung vitaler Faktoren aber höchst unwahrscheinlich und spricht, bei allen dabei beobachteten Zufälligkeiten und Unregelmäßigkeiten, für die ausschlaggebende Bedeutung von Dichtigkeitsänderungen. So sieht man nicht selten einzelne, besonders kleinere Chloroplasten, in die embryonale Masse durch träge Wirbelströme mehr oder weniger tief mit hineingerissen werden oder ganz oder teilweise untertauchen und dann wieder an die Oberfläche empor kommen.

Die umgekehrten Vorgänge, verbunden mit Wasseraufnahme, wird man bei dem Somatischwerden des embryonalen Plasmas anzunehmen haben.

Das Embryonalwerden und die Anhäufung des embryonalen Plasmas an dem Stammscheitel gehen augenscheinlich unter dem Einfluss von Reizen vor sich, die von dem fortwachsenden Scheitel selbst ausgeübt werden. Dass die Anhäufung nicht der Ausdruck von mechanischen Stauungsvorgängen der einlaufenden und zu Richtungsänderungen gezwungenen Plasmaströme an den kuppelförmigen Scheiteln der zylindrischen Zellröhren ist, beweist der Umstand, dass in ausgewachsenen bezw. nicht mehr akrogenetisch thätigen Scheiteln derartige Ansammlungen nicht zu finden sind; die Plasmaströme passieren die Stelle hier ohne solche Stauung.

III.

Im Anschluss an die Beschreibung der wesentlichsten Vorgänge, die sich am Scheitel der *Bryopsis*, in ähnlicher Weise aber auch an den Vegetationsscheiteln anderer Siphoneen beobachten lassen, wären nun die Folgerungen zu diskutieren, die aus den mitgeteilten Thatsachen zu ziehen sind. Dabei wird sich zeigen, dass die aus der Organisation cellulärer, pflanzlicher wie thierischer, Organismen hergeleiteten Auffassungen einer nicht unwesentlichen Revision unterzogen werden müssen. Der zellige Bau bringt notwendig Verhältnisse mit sich, von denen man häufig nicht wissen kann, ob sie von wesentlicher oder von nebensächlicher Bedeutung für die Lebenserscheinungen sind. Es wurde von mir deshalb bei früheren Gelegenheiten wiederholt auf die grundsätzliche Bedeutung hingewiesen, die dem physiologischen Studium nichtcellulärer Pflanzen, die bei abweichender anatomischer Organisation analoge Lebenserscheinungen darbieten, in dieser Beziehung zukommt. Die andere Grundlage für die Beurteilung, die hier gegeben ist, bietet dem Biologen etwa dieselben Vorteile, wie dem Astronomen ein zweiter Beobachtungspunkt für die Gewinnung der Parallaxe: Eine Beobachtungsbasis allein gestattet nur die Richtung, die Linie anzugeben, auf welcher der gesuchte Ort des Himmelskörpers

zu finden ist. Jede auf dieser Grundlage gemachte, auch noch so wahrscheinliche Annahme über den wahren Ort bleibt aber von zweifelhaftem Werte und kann sich jederzeit als falsch herausstellen, wenn es gelingt von einem anderen, möglichst differenten Standort aus den Schnittpunkt zweier konvergierender Richtungslinien und damit die wirkliche Lage zu finden. Eine solche differente Beobachtungsbasis bieten für physiologisch-morphologische Forschungen gerade die Nichtcellulären, im besondern die großen, morphologisch hochdifferenzierten Gestalten der Siphoneen; ihre Existenz erlaubt uns, wenigstens bezüglich mancher Lebenserscheinungen, gleichsam eine Art biologischer Parallaxe festzustellen.

In den Pflanzen mit zelliger Struktur, also bei der großen Mehrzahl aller Gewächse, ist das embryonale Plasma an den Vegetationspunkten samt den bereits fertig ausgebildeten großen Kernen und den noch rudimentären Chromoplasten unbeweglich festgebannt und es war nichts natürlicher, als dass man die maßgebende Bedeutung für die Entwickelungsvorgänge am Gipfel dem dort befindlichen embryonalen Plasma zuschrieb, wobei man die Rolle der Kerne oder hypothetischer substantieller Bestandteile des Plasmas für besonders bedeutungsvoll ansah. Die Stetigkeit der Entwickelungsvorgänge harmonierte durchaus mit der Stetigkeit der dort residierenden embryonalen Substanz, der man das Privileg der morphogenen Befähigung ja so weit zugestand, dass man sogar ihre Kontinuität forderte, um die Kontinuität der Entwickelung, und damit des Lebens überhaupt, zu begreifen. Auch dem embryonalen Plasma unter dem fortwachsenden Scheitel der Nichtzellulären wurde von allen Beobachtern bisher, im Gegensatz zu der mehr augenfälligen Beweglichkeit des somatischen Plasmas, und jedenfalls nach Befunden an plasmareichen Objekten, die Bewegung als ganz selbstverständlich und unvereinbar mit den überlieferten Vorstellungen[1]) abgesprochen. Umgekehrt trugen dann wieder diese Angaben dazu bei, die bestehenden, von cellulären Organismen abgeleiteten Vorstellungen zu stützen und zu befestigen.

(Fortsetzung folgt.)

Zur Schädelkunde der Liven.

Von Richard Weinberg, Dorpat.

Schon vor einer Reihe von Jahren hatten wir das Glück, Fragen der Livenanthropologie zu studieren und vor allem ihre

1) So sagt Reinke, meines Wissens der einzige Autor, der die Beweglichkeit des Scheitelplasmas in Erwägung zieht (*Caulerpa*, l. c. S. 95), im Anschluss an Janse's Untersuchungen über die Plasmaströmungen in *Caulerpa prolifera*: „Wäre nur strömendes Protoplasma in den Vegetationspunkten von *Caulerpa* bis in die äußerste Kalotte der Spitze hinein vorhanden, so würden unsere Vorstellungen vom Entwickelungsprozesse, die zur Zeit ohnehin schematisch genug sind, ausserordentlich erschwert, dann würde anscheinend jede Lokalisation der Bildungsvorgänge aufgehoben sein."

Schädelformen — ein bis dahin noch ganz unberührter Gegenstand — ausführlicher Bearbeitung zu unterziehen. Dass auch die übrigen Körperformen der alten Liven, jenes einst mächtigen Volksstammes, der heute kaum noch dritthalb Tausend Individuen zählt, naturhistorisch zur Darstellung gelangen, ist nur eine Frage der Zeit. Die Schädelformen behandeln wir hier gern zu allererst. Hat doch der Bau des Schädels so innige Beziehungen zu der Gehirnentwickelung und zu den seelischen Anlagen der Rasse, dass wir von ihrem Studium zunächst Lösung von Fragen erwarten dürfen, die mit der allgemein-anthropologischen Stellung des Stammes unmittelbar im Zusammenhange stehen. Als Ausdruck seelischer Anlagen, dann aber als wichtiges somatologisches Dauermerkmal der Rassen hat der Schädelbau zu allen Zeiten im Vordergrunde naturwissenschaftlicher Menschheitsforschung gestanden. Schädelformen variieren überall. Allein eine einmal gebildete Form erweist sich plastisch nur unter besonderen Bedingungen der Rassenentwickelung, widersteht immer säkulären Einflüssen, wie bekannte Beispiele aus der Naturgeschichte der Menschheit, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, bezeugen.

Livenschädel sind ein seltenes Material. Von den hier zu betrachtenden abgesehen, sind in den Museen und Sammlungen keine beglaubigten Livenschädel vorhanden. Wir hatten bisher deren sieben, national allerdings so gut verbürgt, als überhaupt möglich, zur Verfügung. Man wird bei dem großen Wechsel der Schädelgestaltung nicht erwarten können, aus kleinen Reihen ein abschließendes Urteil zu gewinnen. Und doch wird es von Wert sein, zu untersuchen, was über jene als wissenschaftliches Material so bedeutungsvollen Schädel, die wir untersuchten, im allgemeinen sich sagen lässt, welche gemeinsamen Merkmale sie darbieten und welche Unterschiede der Form und des Baues an ihnen zur Wahrnehmung gelangen. Es liegt die Aufgabe vor, gemeinsame und unterscheidende Merkmale, ihren Wechsel, ihre Eigentümlichkeiten zu beleuchten. Nicht die Erwartung, eine, irgend eine bestimmte Form zu ermitteln, dürfen wir hegen. Vielmehr wird es voraussichtlich auch hier um Formenreihen, um eine Mannigfaltigkeit von Formen sich handeln, die überallhin in Gebieten organischer Entwickelung uns entgegentritt. Den Reichtum der Formen also, ihr gegenseitiges Verhalten, ihre Anordnung in Zeit und Raum kennen zu lernen, bildet den Kern der Aufgabe. Das Gleichartige, das Gemeinsame, das Typische, das Gesetzmäßige mag aus dem Rahmen des Ganzen heraus dem unbefangenen Blicke selbst sich darbieten. So wenig beabsichtigt werden konnte, von vornherein auf Grund jener Schädelreihe einen fest umschriebenen Rassentyp zu erschließen, so sehr überraschend schien das thatsächliche Ergebnis ihrer Bearbeitung. Wir werden den Nachweis bringen, dass unsere alten Livenschädel in der That nicht nur einheitlichen Charakter darbieten, sondern vor allem dem kraniologischen Typ einer Rasse entsprechen, die um die Wende des ersten Jahrtausends in Südlivland weit verbreitet war und überall, auch wo ethnische Be-

rührungen statt hatten, scharfe Umgrenzungen erkennen lässt, in Gebieten, wo die Livenrasse einst mächtig war, in reinster Ausprägung erscheinend.

Da nun bei dem Studium einer wohlcharakterisierten Schädelgruppe bestimmte Anschauungen über die ethnologische Verbreitungsweise der Rassen des Baltikum gewissermaßen von selbst sich aufdrängten, schien es nicht unangemessen, die gewonnenen Befunde schon jetzt kurz zusammenzufassen und die Schlüsse, zu denen sie anregten, mit allen Mitteln morphologischer Kritik zu begründen.

Die Kapazität, dieses so bedeutungsvolle Maß am Schädel, ist nach unserem Materiale nicht gering zu nennen. Die kleineren Werte — 1270 bis 1250 ccm — beziehen sich auf weibliche Individuen. Die gemessenen Männerschädel sind ausgesprochen groß, cephalonisch, bis zu 1660 ccm. Ergeben weitere Messungen gleiche oder annähernd übereinstimmende Befunde, so würde die ansehnliche Kopfgröße der Liven mit den Verhältnissen ihrer Körpergröße in Beziehung zu setzen sein. Jedenfalls aber stimmt mit der Kapazität, wie ja selbstverständlich, auch der Modulus bestens überein, der innerhalb der Grenzen von 144 und 154 hin und her schwankt.

Was ihre allgemeine Form betrifft, so weisen unsere Livenschädel eine ausgesprochene Hinneigung zur Dolichocephalie auf; sie sind eher dolichocephal denn mesocephal zu nennen. Wir fanden zweimal Längenbreitenindices von 67, das Maximum dieses Verhältnisses erreichte 77^9, während die übrigen Fälle um 75 sich bewegen. Also eine erkennbare oder gar ausgesprochene Tendenz zur Brachycephalie ist bei den alten Liven jedenfalls nicht vorhanden — ein bemerkenswerter Befund. Es ist möglich, dass die Liven vor ihrer Lettisierung noch langköpfiger waren als ihre modernen Abkömmlinge, auf deren Kopfformen wir zurückkommen. — In Beziehung auf das Maß der Höhe und ihr Verhältnis zu der Länge (L : H, Länge = 100), besteht offenbar durchschnittlich orthocephaler Typ, denn nur ein einziger von unseren Schädeln war ausgesprochen chamäcephal, während alle übrigen Indices bis zu 75^8 hinauf sich erstrecken. Etwas ähnliches lässt sich von der Höhe in ihrem Verhältnis zu der Schädelbreite (H : B; B = 100) sagen; auch hier überwiegen mittlere Verhältnisse, wie vor allem die unmittelbare Anschauung der Hinterhauptnormen unzweifelhaft bezeugt. Zwei der Schädel sind hinsichtlich ihrer Breite übrigens hypsicephal zu nennen.

Die Stirn unserer Liven erscheint auffallend breit in Beziehung zu dem Querdurchmesser des Schädels, da ihr Index frontalis weit über 70 hinausgeht. Nach dem Index stephanicus, der zwischen 80 und 85 schwankt, erscheinen sie teilweise mikrosem, im allgemeinen und im Durchschnitt aber mesosem.

Leider waren nur zu drei Schädeln die hinzugehörigen Unterkiefer vorhanden, weshalb nicht immer der volle Gesichtsindex ermittelt werden konnte. Im ganzen sind die in Beziehung auf ihren Facialindex geprüften Schädel leptoprosop an der Grenze

der Chamäprosopie. Dabei zeichnen sich die Obergesichter durch unverhältnismäßig bedeutende Höhe aus, zumal in Beziehung zu der Jochbreite und zu der Virchow'schen Gesichts- bezw. Oberkieferbreite.

Die Augenhöhlen machen bei den Livenschädeln im allgemeinen den Eindruck quadratischer Formen mit abgerundeten Ecken. Längliche und niedrige Orbitae scheinen selten bei ihnen zu sein. Nimmt man die berechneten Orbitalindices zu Hilfe, so findet man — bei den von der Frankfurter Verständigung angenommenen Grenzbestimmungen — jenen Eindruck voll bestätigt. Die überwiegende Mehrzahl der Fälle gehört zur Hypsikonchie oder befindet sich doch ganz nahe dabei (Index orbitalis = 85 und darüber hinaus); nur eine Augenhöhle erwies sich mit 79^5 an der unteren Grenze der Mesokonchie.

Recht variabel ist das Verhalten der Nasenregion. Doch erscheint der Durchschnitt mesorrhin. Es ist übrigens ein Fall von echter Platyrrhinie (Index = 57^7) vor, ein anderer von extremer Leptorrhinie (39^9).

Das gleiche gilt von den Proportionen des Gaumens. Hier bleiben indessen die Grenzen der Leptostaphylinie gewahrt (Index palatinus = 70—80). Es sind im allgemeinen schmalgaumige Schädel, um die es hier sich handelt.

Das Foramen magnum endlich weist vorwiegend breite gerundete Formen auf. Indices von unter 85 wurden nicht beobachtet.

Eine allgemeine Charakteristik der uns vorliegenden Livenschädel würde nach allem, was ihre Messung und Betrachtung ergiebt, wie folgt sich darstellen: Sie erscheinen von ansehnlicher Kapazität und bedeutendem Modulus, sind mesocephal mit stark ausgesprochener Hinneigung zur Dolichocephalie, in ihrer Höhenentwickelung orthocephal, in der Hinterhauptnorm mittelhoch; breitstirnig, leptoprosop an der Grenze der Chamäprosopie, mit unverhältnismäßig hohem Obergesicht, dabei vielfach in höherem Grade prognath; meso- bis hypsikonch, mesorrhin, leptostaphylin, mit breitem Foramen magnum.

Naheliegend und wertvoll erscheint nun eine Vergleichung unserer Befunde am Schädel mit den am Lebenden gewonnenen Messungsergebnissen. Doch muss dabei im Auge behalten werden, dass das unansehnliche Häufchen der jetzt lebenden Liven, die zu jenen Messungen das Material lieferten, kaum noch den Namen einer besonderen Rasse oder auch nur eines besonderen Stammes verdient: so erheblich sind sie im Laufe der Jahrhunderte und Jahrtausende modifiziert worden in ihren physischen und psychischen Eigenschaften, dass wir nicht erwarten dürfen, ursprüngliche Rassencharaktere jetzt noch bei ihnen vorzufinden. Die Schädel hinwiederum, die uns zur Untersuchung vorliegen, stammen nicht nur aus rein livischem Territorium, sondern — was sehr viel wesentlicher erscheinen muss — aus einer Zeit, da der Live noch einen starken, weitverbreiteten Stamm darstellte, der die Kraft besaß,

fremder Einflüsse sich zu erwehren und eine charakteristisch nationale Kultur aufrecht zu erhalten. In ihren Schädeln finden wir Zeugen jener längst verklungenen Jahrhunderte und Denkmäler jener untergegangenen Geschlechter, die ihre Rassenwahrzeichen noch rein und unberührt erhielten. Daher die hohe wissenschaftliche Bedeutung der wenigen sicher livischen Skeletteile, die in unseren Museen, vor allem in dem Vaterländischen Museum der Dorpater Universität und im Dommuseum zu Riga aufbewahrt werden und in unserem Werke „Crania livonica, Untersuchungen zur prähistorischen Anthropologie des Baltikum, Dorpat 1902“ ausführliche Darstellung finden.

Und doch wird man nicht umhin können, bei dem Studium altlivischer Schädel, wenn auch mit begreiflicher Vorsicht, dem Verhalten der modernen Livenbevölkerung volle Aufmerksamkeit zu schenken. Der Kopf des Liven, so wie wir ihn heute vor uns sehen, erscheint in der Regel mäßig lang und dabei ziemlich breit, entspricht also einem mesaticephalen Rassentyp. Wenn wir dies, wie vorhin gezeigt wurde, von unseren Livenschädeln nicht sagen können, so mag ja zum Teil die Verschiedenheit der Zahl der gemessenen Individuen und Schädel hier mit von Bedeutung sein. Anderseits sind nach Gustaf Retzius' Messungen auch die Tawastländer und Carelier zur Brachycephalie geneigt. Auch ist nicht von vornherein ausgeschlossen, dass die nächsten Livenschädel, die wir finden werden, weniger dolichocephal erscheinen könnten als die bisher von uns untersuchten und beschriebenen. Die Frage bleibt also in diesem, wie in so vielen anderen Punkten der Livenkraniologie vorläufig noch offen. Wenn hingegen vom lebenden Liven es heißt, sein Gesicht sei lang und schmal ohne stark vorspringende Backenknochen, so stimmt dieses Ergebnis mit den Schädelmessungen bestens überein. Der hohen Stirn und den stark vorspringenden Supraorbitalbogen des Lebenden entsprechen an dem skelettierten Schädel: eine breite Stirn und — beim Manne — meist gut ausgesprochene Augenbrauenwulste.

Dass die von Gustaf Retzius studierten Carelischen Finnen in ihrem übrigen Körperhabitus, aber auch in ihrem psychischen Gebahren unseren modernen Liven sehr nahe stehen, ist gewiss eine beachtenswerte Thatsache, auf die hier nochmals aufmerksam gemacht sei. In Hinsicht der allgemeinen Kopfform treten, wie wir sahen, schon merkliche Unterschiede auf gegenüber den Finnen des Großfürstentums. Bemerkenswert erscheint anderseits, dass nach dem durchschnittlichen Cephalindex der moderne Live mit dem Esten auf fast gleicher Stufe steht, eine Thatsache, die in unserer Abhandlung: Die Esten in anthropologischer Beziehung, Russische Zeitschrift für Anthropologie 1901, p. 21, näher beleuchtet wird. Dieser Umstand, im Zusammenhange mit der Bedeutung der Schädelform für die Rassendifferenzierungen, ist geeignet, die schon an und für sich naheliegende Vermutung zu unterstützen,dass Liven und Esten in körperlicher Hinsicht nicht minder verwandt sind, wie sie nach ihren linguistischen Merk-

malen und in ihrer geographischen Verbreitungsweise einander nahe stehen.

Handelt es sich um die Frage der ethnologischen Besonderheiten der Form unserer Livenschädel, so sind wir in diesem Punkte gern geneigt, noch ein wenig skeptisch zu urteilen. Wie steht es denn heute überhaupt um die „ethnische Diagnostik“ der Schädelformen? Dem naiven Geist der großen Massen, aber auch der Vorstellung vieler gebildeter Kreise erschien als wichtigste oder doch als vorwiegende Besonderheit der wissenschaftlichen Anthropologie die ihr zugeschriebene Fähigkeit, einem jeden beliebigen Schädel seine nationale Zugehörigkeit prompt und unfehlbar anzusehen. Wäre es nicht endlich an der Zeit, dieses sonderbare alte Missverständnis, das aus dem Boden vorgefasster Meinungen hervorwucherte, zu zerstreuen und ein für alle Mal zu brechen mit den traditionellen Vorurteilen einer ganzen Reihe von Geschlechtern, die der wissenschaftlichen Denkungsart des verflossenen Jahrhunderts ihr besonderes Gepräge verliehen? Kein Eingeweihter wird heute zweifeln, dass die moderne wissenschaftliche Menschenkunde weitaus größere und ernstere Aufgaben zu überwinden hat, als Vermutungen sich hinzugeben über Schädel von unbekannter oder zweifelhafter Herkunft und über die Zusammengehörigkeit ihrer Formen mit bestimmten sozialen, linguistischen, geographischen oder sonstigen Gruppen der Bevölkerung des Erdballes. Der vorsichtige Forscher wird in Hinsicht einer derartig detaillierten Differenzierung von Schädelformen, die in vielen Fällen nur mit einem bestimmten Vorbehalte und mit einem bestimmten Grade von Wahrscheinlichkeit durchführbar ist, sich selbst unter Umständen gern für inkompetent erklären, und dies um so mehr, als die weitaus überwiegende Mehrzahl der vorhandenen Klassifikationen der Menschheit nach Gruppen, Rassen, Typen, Nationen, Völkern oder Stämmen nichts zu thun hat mit dem Begriff der Rasse im Sinne der Naturforschung, der ja in der modernen wissenschaftlichen Anthropologie schon längst als allgemein maßgebend anerkannt ist. Es ist übrigens ein beachtenswertes Zeichen der Zeit, dass Rudolf Virchow mit dem auf die Morgenröte des erwachenden Jahrhunderts gerichteten Blick vor der dritten vereinigten Versammlung der Deutschen und der Wiener Anthropologischen Gesellschaft zu Lindau seine Ueberzeugung noch in dem Sinne äußern konnte, dass die beständig von neuem auftauchende Frage nach den Nationalitäten streng genommen nicht vor das Forum der Anthropologie im eigentlichen Sinn dieses Wortes gehört, vielmehr nur mit Hilfe von Thatsachen der Linguistik, der Urgeschichte und anderer Gebiete einer endgültigen Lösung fähig ist. Wenn es um die nationale Zugehörigkeit von Skeletteilen oder Schädeln unbekannter Herkunft sich handelt, wird man immer zu der Einsicht kommen müssen, es sei unmöglich, auf die gestellte Frage eine bestimmte Antwort zu geben. Wer das nicht zugeben will, ist nicht ganz ehrlich zu sich selbst und nicht aufrichtig zu den anderen. Bekanntlich hat bei der hohen

Autorität Virchow's sehr bald die allgemeine Presse seines „anthropologischen Glaubensbekenntnisses“ sich bemächtigt: es schien, als müsse das stolze Gebäude der wissenschaftlichen Schädelkunde endlich in sich selbst zusammenbrechen und die Fundamente der modernen Anthropologie mit ihrem ganzen innerlichen Bankerott (Ernst Haeckel!) mit sich reißen.

Man wird sich hüten, von den Worten des uns nun entrissenen greisen Forschers, sie missverstehend, zu einem maßlosen Skepticismus sich hinreißen zu lassen. Wer das thut, kommt aus dem Regen in die Traufe. Der Urquell des lange gehegten Irrtumes ist von uns vorhin angedeutet worden. Der morphologische Gedanke wird mit der Frage sich zu beschäftigen haben, wie die Grenzen der Rassenorganisationen beschaffen sind, wo das Ethnische aufhört und das rein Individuelle, das Geschlechtsmerkmal, der Atavismus der Formen in Kraft tritt. Sicher allerdings von vornherein ist das Eine: dass absolute ethnische Merkmale keine Forschung auf der Welt zu Tage fördern wird, weder an dem Schädel, noch sonst irgendwo am Knochensysteme oder an den inneren Körperorganen. Vielmehr wird den gefundenen „Wahrzeichen“ immer und überall der Charakter der Relativität, des Vergleichungsmäßigen, des Beziehungsweisen zu eigen sein, in bald mehr, bald weniger ausgeprägtem Grade. Die Vorstellung von einem ethnognomonischen Etwas, gleichwie ein äußeres Erkennungszeichen der Kreatur aufgeprägt, kann in der Wissenschaft nicht ernst genommen werden von denen, die nicht nur Erscheinungen wahrnehmen, sondern überall auch nach Zusammenhängen und Beziehungen fragen. Weder im Gebiete der Schädelformen, noch am Aufbaue des übrigen Körpers, in der Anordnung der Pigmente so wenig, wie im Bereiche der Varietäten und Abnormitäten des menschlichen Körpers sind je organische Merkmale als ausschließlicher Besitz einer einzigen bestimmten Rasse erkannt worden. Allen Versuchen, ethnognostische Formen in dem angedeuteten Sinn zur Darstellung zu bringen, ist durch Nachweis ihrer mehr oder minder universellen Verbreitung die strikte Widerlegung früher oder später, oft unmittelbar auf den Fuß gefolgt.

Und kehren wir mit dem Gewinn dieser Erkenntnis noch einmal zurück zu unseren Livenschädeln, fragend, was an ihnen Besonderes sei und worin ihre Formentwickelung sich auszeichne, so finden wir in dem Reichtume der Gestaltungen, der in der organischen Welt schon auf engstem Raume sich darbietet, das Gesuchte ohne all zu viele Mühe. Das Auftreten hoher Obergesichter in unserer Schädelserie ist vielleicht das am meisten für sie charakteristische. Der Oberkieferapparat hat wenig in transversaler, um so mehr aber in dorsoventraler Richtung sich entfaltet, und vor allem erscheinen seine Fortsätze, die frontalen sowohl wie die alveolären, letztere nur in etwas geringerem Grade, an dem Vorgange der Verlängerung des Obergesichtes beteiligt.

Ebenfalls der Kieferregion entspricht sodann eine zweite „Be-

sonderheit“ der untersuchten Livenschädel: die Entwickelung eines Torus palatinus auf der basalen Fläche des harten Gaumens.

Von sieben Schädeln aus livischem Gebiete, deren rein livische Herkunft sicher beglaubigt erscheint, tragen nicht weniger als vier diese Formbesonderheit an sich. Der Torus ist dabei in ebenso vielen Varietäten vorhanden, als Fälle von ihm vorliegen. Aber auch alle wichtigeren Grade seiner Ausprägung sind vertreten: vom mächtigen wulstförmig vorspringenden langgezogenen Höcker bis zur zarten Spindel und breiten aber flachen (oft drachenförmigen) Gaumenerhebung oder einfachen, teilweise einseitigen, umschriebenen Wulstung der Nahtlippen. Wir lassen uns hier auf die Frage nach der rassenanatomischen Bedeutung des Torus palatinus mit Beziehung auf die Kraniologie der Liven nicht näher ein, da uns die Erörterung dieses schwierigen Gegenstandes weit über die Grenzen eines Referates hinausführen würde.

An allen unseren Livenschädeln ohne Ausnahme erhebt sich ferner die Umgebung des Foramen magnum mitsamt den Condyli occipitales mehr oder weniger stark über das allgemeine Niveau der Hirnschädelbasis, sodass die Gelenkfortsätze des Hinterhauptbeines über die durch die Spitzen der Processus mastoidei hindurchgehend gedachte Ebene mehr oder weniger weit hinausragen. Diese Anordnung kommt auch an Schädeln anderer Rassen vor und nur ihre große Verbreitung lenkt im gegebenen Fall unsere Aufmerksamkeit auf sich.

Eigentümlich nicht so sehr der Schädelform selbst, als vielmehr dem Kauapparate am Schädel ist die auffallend starke Gebissabnutzung der Liven. Sie tritt schon auf sehr frühen Altersstufen hervor. Wo die Schädelnähte noch überallhin offen stehen und die letzten Tardivi noch nicht zum Durchbruche gelangt sind, bemerkt man bereits bis auf die Wurzeln abgekaute Eck- und Mahlzähne. Das deutet natürlich vor allem auf schwierige Ernährungsbedingungen und auf Einflüsse roher Nahrung, denen die natürliche Festigkeit des Zahnémails so wenig auf die Dauer stand hielt, dass die Zahnkronen frühzeitigem Ruin anheimfielen. Hochgradige Abnützung der Zahnkronen ist in der That eine weitverbreitete Eigentümlichkeit prähistorischer menschlicher Gebisse.

Werden nun mit den an einem unzweifelhaft livischen Material hier zum ersten Mal gewonnenen Grundlagen Schädelformen, die in früheren Beschreibungen als vermutungsweise livischer Provenienz in Betrachtung kommen, morphologischer Kritik unterworfen, so finden wir nur noch innerhalb der alten livischen Bevölkerung der Salismündung — ein Gebiet, das schon längst rein lettisch ist — Formverhältnisse ausgeprägt, die dem reinen Typ der Livenschädel vollkommen entsprechen. In zweiter Linie kommen in Westlivland dann die alten, dem 9. bis 10. Jahrhundert unserer Zeitrechnung angehörenden Siedelungen vom Ikkulse ein Erwägung. Auch hier handelt es sich morphologisch anscheinend um einen überwiegend livischen Menschenschlag, der in der Anordnung seiner Variationen indessen bereits Beimischungen fremder Rassenelemente

verrät. Alles übrige Schädelmaterial, das bisher auf seine livische Herkunft hin untersucht und beschrieben ward, entbehrt hinsichtlich des Formverhaltens jeglicher rassenanatomischer bezw. nationaler Charakteristik.

Fragt man schließlich nach der anthropologischen Stellung der Liven mit Beziehung auf die Anordnung ihrer Schädelformen, so läge es vielleicht nahe, weitgehende Vergleichungen anzustellen mit den Schädelformen aller jener ethnischer Elemente, auf die die Geschichte der Liven uns hinweist, wenn es nicht im Sinne der Objektivität vorliegender Untersuchungen und der Zuverlässigkeit ihrer Resultate geraten schiene, auf eine derartige ethnologische Gegenüberstellung vorläufig noch zu verzichten. Wir beschränken uns, einige allgemeine Gesichtspunkte, die die Schädelformen der Esten und Finnen betreffen und als relativ gut begründet sich erweisen, hervorzuheben, um solchergestalt die vorhin gewonnene Charakteristik unserer Livenschädel in gewissem Sinne zu vervollständigen.

Was zunächst eine etwaige Vergleichung mit den Schädelformen der Esten, um die es hier naturgemäß in erster Linie sich handeln wird, betrifft, so sind gewisse Uebereinstimmungen im Aufbau einzelner Abteilungen des Hirn- und Gesichtsschädels der beiden Volksstämme nicht zu verkennen. Schon die Neigung der Esten zur Mesocephalie ist bemerkenswert, wiewohl immerhin sehr viele brachycephale Estenschädel vorkommen, denen in unserer Serie nichts ähnliches an die Seite gestellt werden kann. Dass bei Liven und Esten hin und wieder ein sagittaler First am Schädel auftritt, ist rassenanatomisch sicher von keiner besonderen Bedeutung, da wir wissen, dass solche Erhebungen und Wulstungen der Randteile der frontoparietalen Sagittalnaht bei allen möglichen Rassenschädeln beobachtet werden. Wichtiger erscheint uns die Leptorrhinie des Estenschädels, zu der auch der Live eine gewisse Hinneigung aufweist. Es hängt diese Eigentümlichkeit natürlich auf das innigste zusammen mit architektonischen Besonderheiten des ganzen Obergesichtes, das bei den Liven, wie wir sahen, durch ungewöhnliche Höhendimensionen ausgezeichnet erscheint. Beiden Volksstämmen eigentümlich ist dann der Besitz quadratischer Augenhöhlen, deren Proportionen bei den Liven allerdings zur Hypsikonchie hinneigen, ganz wie bei den Esten. Gemeinsam erscheint ihnen auch die Eigentümlichkeit der Schiefzähnigkeit am Oberkiefer, der alveoläre Prognathismus, sowie der Besitz stark vertiefter Fossae caninae im Mittelgesicht, und nicht minder bemerkenswert ist endlich, dass auch an estnischen Gräberschädeln jene starke Abnützung der Kronen schon ganz jugendlicher Gebisse hervortritt, die an den von uns untersuchten Livenschädeln als weit verbreitete Besonderheit prähistorischer Kiefer so sehr in das Auge fällt. Und bei allem dem wissen wir, wie sehr Esten und Liven, wenigstens die modernen Liven, in ihrer äußeren Erscheinungsweise auseinandergehen. Denn während jene einen fast rein blonden Typ darstellen, wenigstens auf dem flachen Lande und in ihren nördlicheren Ver-

breitungsbezirken, erscheinen diese als ein vorzugsweise dunkel pigmentierter Menschenschlag. Doch wird man sich hüten, aus jenen übereinstimmenden Merkmalen der Schädelform auf bestehende Rassenverwandtschaft zurückzuschließen, wie man im Hinblicke auf die von vielen festgehaltene Ausdauer der Schädeltypen vielleicht geneigt sein möchte. Es ist nicht zu vergessen, dass die Liven dem Schädelbaue der eigentlichen Finnen jenseits des Meerbusens (Gustaf Retzius 1876) in manchen Punkten noch viel näher stehen als dem Typ der Esten. Wir meinen in erster Linie die breite Stirn der Finnen, die an unseren Livenschädeln überall wiederkehrt. Dann die Hypsikonchie finnischer Schädel — wiederum ein Wahrzeichen der Liven. Endlich die ansehnliche Schädelkapazität beider Volksstämme. Hinwiederum tritt in Beziehung des Cephalindex und der allgemeinen Schädelkonfiguration eine nicht leicht zu vernachlässigende Divergenz zwischen Finnen im engeren Sinn und Liven zu Tage. Denn erstere sind unter allen Umständen merklich brachycephaler, und es scheint, dass die bei den Liven so sehr auffallenden hohen Obergesichter an Finnenschädeln nicht in der gleichen Ausprägung hervortreten. Die Liven neigen — nach unserem Material — wie schon gesagt, zur Dolichocephalie, stehen also insofern den Wogulen und Woten morphologisch näher als den Mordwinen, Lappen, Wotjäken und anderen brachycephalen sogenannten Ugrofinnen, und nehmen rücksichtlich des Cephalindex mit den eigentlichen Finnen und den Esten eine Mittelstellung zwischen beiden Gruppen ein.

Was bildliche Darstellungen zur Livenkraniologie betrifft, so sind auf Tafel 1—5 unseres „Crania livonica“ betitelten ausführlicheren Werkes mehrere der bemerkenswertesten Eigentümlichkeiten des in Rede stehenden Schädeltypus abgebildet. Auch wegen der urgeschichtlichen Verhältnisse der Crania livonica und der in ihrer Art einzig dastehenden prähistorischen Kultur der Liven sei hier auf jenes Werk hingewiesen. Für die Darstellung des physischen Habitus einer ausgestorbenen Rasse sind prähistorische Funde begreiflicherweise von besonderer Bedeutung.

Ueber die Ethnologie des Baltikum verbreitet der von uns gelieferte Nachweis eines national scharf umgrenzten leptoprosopen dolichocephalen Menschenschlages neues und überraschendes Licht. Dass im Baltikum Langschädel vorkommen, ist natürlich längst bekannt. Man wusste aber nicht, wo man sie hinstellen sollte. Sie passten nicht in den bisher herrschenden Vorstellungskreis. Die Liven sind Finnen; ergo müssen sie — so lautete das Dogma — brachycephal sein. Der einzige Rassentyp, den Virchow im Baltikum nicht sicher bestimmen konnte, waren und blieben die Liven. Er suchte sie und ging an ihnen vorbei — weil sie ihm, nach der Prämisse von der Brachycephalie der Finnen, nicht rundköpfig genug waren. Es blieb uns so vorbehalten, frei von dogmatischen Fesseln, das Rätsel der Livenkraniologie zu lösen, die Schädel der Liven so zu sehen, wie sie in Wirklichkeit sind und wie sie in

ihrer ganzen rassenanatomischen Eigenart sich uns darstellen. Sollte, gab Virchow ahnungsvoll zu, durch weitere Forschungen sich herausstellen, dass die dolichocephale und leptorrhine Form allgemein verbreitet ist in unzweifelhaft livischem Gebiet, so würden wir mindestens eine totale Trennung vornehmen müssen in dem physischen Verhalten der zwei unmittelbar aneinanderstoßenden finnischen Stämme, der Liven und der Esten. Was Virchow vor nahezu 30 Jahren voraussah, hat thatsächlich sich bewahrheitet in dem von uns geführten Nachweise, dass auf sicher livischem Territorium und in urkundlich sichergestellten Livengräbern ein exquisit dolichocephaler und leptoprosoper Menschenschlag um die Wende des ersten Jahrtausends christlicher Zeitrechnung verbreitet war, der weder in körperlicher Hinsicht noch in seiner kulturhistorischen Entfaltung eine Annäherung oder Anlehnung an den Estenstamm, dem er sprachlich allerdings verwandt ist, erkennen lässt. Es ist für die Geschichte der Livenfrage, an deren Entwickelung Virchow nach der biologischen Seite hin einen wesentlichen Anteil hat, außerordentlich bezeichnend, dass die so lange gesuchten Liven von uns schließlich in einer Form angetroffen werden, die seinen Erwartungen am allerwenigsten entsprach, ja ihnen diametral entgegengesetzt war. Wo er brachycephale Elemente zu finden hoffte, treten uns heute Dolichocephali von reinstem Wasser entgegen.

Es ist seltsam zu bedenken, wie verschlungen die Pfade sind, die uns zu schlichten Wahrheiten hinführen. [30]

Inwiefern ist es möglich, die Physiologie von der Psychologie sprachlich zu trennen[1])?

Von Prof. Dr. H. E. Hering (Prag).

In einer im Jahre 1893 erschienenen Mitteilung im Archiv für die gesamte Physiologie sprach ich folgende Meinung aus:

„Es wird sehr zweckmäßig sein, die anatomisch-physiologischen Vorgänge nicht mit Namen zu bezeichnen, die der Psychologie entlehnt sind, auch wenn man glaubt, dass die psychischen Vorgänge den materiellen Vorgängen parallel gehen, oder dass beide Vorgänge im Grunde identisch sind; denn die Uebertragung der Ausdrücke für psychische Vorgänge auf materielle hat viel Unklarheit, Verwechslung und Streit gezeitigt, üble Folgen, welche die nachwachsende Generation schwerer empfindet, als jene, zu deren Zeit solche Nomenklatur geschaffen wurde. Der Physiologe bedarf einer Fachsprache wie der Psychologe, und diese sollte überall dort, wo sie noch fehlt, geschaffen werden."

Wie zu ersehen ist, wurde ich zur Aufstellung der Forderung,

---

1) Auf Wunsch des Herrn Verfassers abgedruckt aus der Monatsschrift „Deutsche Arbeit", Jahrg. 1, Heft 12.

überall dort physiologische Fachausdrücke zu schaffen, wo sich der Physiologe noch der psychologischen zu bedienen pflegt, durch die Ueberzeugung veranlasst, dass durch die Benützung der psychologischen Fachausdrücke von seiten des Physiologen der Fortschritt auf jenen Gebieten der Physiologie, welche in einer nahen Beziehung zur Psychologie stehen, insofern gehemmt wird, als die Verwendung psychologischer Fachausdrücke eine anscheinend glatte Darstellung der physiologischen Verhältnisse dort ermöglicht, wo der physiologische Vorgang in Wirklichkeit noch unbekannt oder ungenügend bekannt ist.

Wenn ich in folgendem auf die schon so viel erörterte Beziehung der Physiologie zur Psychologie zurückkomme, so geschieht es nur, um auszuführen, inwiefern es meiner Meinung nach möglich ist, die von mir aufgestellte Forderung auch wirklich durchzuführen. Da diese das Verlangen nach einer bezüglichen physiologischen Fachsprache enthält, ist die Frage zu beantworten: inwiefern ist es möglich, die Physiologie von der Psychologie sprachlich zu trennen?

Seit ich jene Forderung aufstellte, um zu ihrer Durchführung anzuregen, habe ich mich selbst bemüht, ihr nach Möglichkeit gerecht zu werden, und diese Bemühungen ziehen sich durch alle jene meiner Mitteilungen, deren Inhalt mir Anlass gab, jener Forderung zu gedenken. Das Ergebnis dieser Bemühungen ist auch vielfach in die Litteratur übergegangen, wenn auch größtenteils in sozusagen stillschweigender Form.

In letzter Zeit ist jene Forderung mit Bezug auf die vergleichende Physiologie von Th. Beer, A. Bethe und J. v. Uexküll (1899), mit Bezug auf die allgemeine Physiologie von M. Verworn (1902) neuerdings aufgestellt worden.

Um nicht missverstanden zu werden, sei bemerkt, dass der zu meiner Forderung führende Gedankengang kein neuer zu nennen ist, man kann nur sagen, dass die Folgerungen jenes Gedankenganges durch Aufstellung der Forderung eine festere Form angenommen haben. —

Je mehr ich mich bemühte, meiner Forderung Geltung zu verschaffen, und je öfter ich sie in Gedanken erwog, desto klarer wurde mir, worin die Schwierigkeit ihrer ausnahmslosen Durchführung liegt. Wir können wohl Worte, welche etwas Psychisches bedeuten, durch andere Worte, welche etwas Materielles bedeuten, ersetzen, aber diese sogenannten Ersatzworte sind keine wirklichen Ersatzworte, weil sie eben etwas anderes bedeuten, so wenig der Ausdruck Materie den Ausdruck Psyche ersetzt. Der Physiologe darf, um der Forderung zu entsprechen, eine Bewegung z. B. nicht eine willkürliche nennen. Wie soll er sie aber bezeichnen? Gesetzt, der Physiologe wüsste (was er nicht weiß), es wäre lediglich ein bestimmter von bestimmten Stellen der Großhirnrinde vermittelst bestimmter Nerven sich auf bestimmte Muskeln erstreckender materieller Vorgang die Bedingung für eine willkürliche Bewegung, und er würde entsprechend dieser ihm bekannten Be-

dingung die Bewegung z. B. eine kortikofugale nennen, wäre dann etwa der Ausdruck kortikofugal gleichbedeutend mit willkürlich? Gewiss nicht, so wenig etwa die Ausdrucksweise „ein kortikopetaler Vorgang“ gleichbedeutend wäre mit „eine Empfindung“.

Diese Schwierigkeit, welche unsere Forderung anscheinend undurchführbar macht, ist unüberwindlich, aber sie lässt sich umgehen, und zwar in der Weise, dass der Physiologe erklärt, er gebrauche von seinem Standpunkte an Stelle bestimmter Termini, welche Psychisches bedeuten, andere Termini, welche Materielles bedeuten, nur unter der Voraussetzung, dass jedes bestimmte psychische Phänomen in einer bestimmten notwendig gedachten Beziehung zu einem bestimmten materiellen Vorgang steht. Unter dieser Voraussetzung ist der an Stelle eines Ausdruckes, welcher etwas Psychisches bedeutet, gebrauchte Ausdruck für etwas Materielles natürlich ebensowenig gleichbedeutend mit dem anderen als ohne diese Voraussetzung, aber unter letzterer steht für den Physiologen der eine Begriff mit dem anderen in einer ganz bestimmten notwendig gedachten Beziehung.

„Begriffe, die so aufeinander bezogen werden, dass sie nicht ohne einander gedacht werden können,“ hat man Relationsbegriffe, Wechselbegriffe oder Korrelata genannt, wie z. B. Ursache und Wirkung, Stoff und Kraft, und ähnliches. Insofern, als für den Physiologen ein bestimmtes psychisches Phänomen in einer notwendig gedachten Beziehung zu einem bestimmten materiellen Vorgang und umgekehrt letzterer auch in einer notwendig gedachten Beziehung zu ersterem steht, sind „bestimmtes psychisches Phänomen“ und „bestimmter materieller Vorgang“ für ihn Korrelata.

Obwohl nun für den Physiologen zwischen dem materiellen und dem psychischen Vorgange eine notwendig gedachte Beziehung besteht, so kann er doch auch das eine oder das andere des notwendig aufeinander Bezogenen jedes für sich in Betracht ziehen, wie man z. B. die Ursache für sich oder die Wirkung für sich betrachten kann, was der Notwendigkeit der Beziehung nur scheinbar widerspricht; denn die notwendige Beziehung charakterisiert sich dadurch, dass wir gezwungen sind, sie zeitweilig herzustellen; wir müssen sie aber nicht immer herstellen, wir können zeitweilig auch von ihr absehen.

Unsere Fähigkeit, auch von einer notwendigen Beziehung zeitweilig abzusehen, nur das eine oder nur das andere, welche beide, aufeinander bezogen, von uns Korrelata genannt werden, zeitweilig für sich in Betracht zu ziehen, ermöglicht es dem Physiologen, vorübergehend von dem psychischen Korrelat des materiellen Vorganges abzusehen und sich nur mit dem materiellen Korrelat des psychischen Vorganges zu beschäftigen.

Solange er Physiolog im strengen Sinne des Wortes sein will, sollte er seine Aufmerksamkeit stets nur dem materiellen Vorgange zuwenden und nur physiologische Fachausdrücke benützen; aber dies ist in Wirklichkeit nicht ausnahmslos durchführbar, weil er unter gewissen Umständen gezwungen wird, sich auch mit den

psychischen Vorgängen zu beschäftigen und psychologische Fachausdrücke zu gebrauchen. Dazu ist der Physiologe insofern gezwungen, als der Mensch (also auch er selbst) Objekt der physiologischen Forschung ist. Versucht der Physiolog seinen Standpunkt, sich nur mit dem materiellen Korrelat der psychischen Erscheinungen zu beschäftigen, zu wahren, dann macht er die Erfahrung, dass er ihn nicht konsequent einhalten kann; er muss ihn zeitweilig wechseln, sobald er den Menschen (und damit auch sich selbst) in den Bereich seiner Forschung zieht.

Er muss den Standpunkt zeitweilig wechseln, weil ihm sonst zum Verständnis sowohl der Beziehung zwischen ihm selbst und seinen Mitmenschen, als auch der Beziehung zwischen ihm selbst und der übrigen Außenwelt, sowie der Beziehung zwischen der übrigen Außenwelt und seinen Mitmenschen immer etwas fehlt, und weil er bemerkt, dass er sich mit seinen Mitmenschen nicht verständigen kann, sobald er dies vom rein physiologischen Standpunkte aus versucht.

Unserer Forderung vermag der Physiologe also nur insofern gerecht zu werden, dass er seinen Standpunkt, so lange er ihn nicht unbedingt wechseln muss, auch wirklich mit voller Klarheit und äußerster möglicher Konsequenz festhält. Muss er jedoch das Gebiet der Psychologie betreten, dann soll er aber auch klar zum Ausdruck bringen, wann und warum er seinen Standpunkt wechseln musste, damit er nicht den Fortschritt der physiologischen Forschung auf dem betreffenden Gebiete hemmt.

Soweit der Physiologe seinen Standpunkt wahren kann, sollte er sich bemühen, dort, wo die entsprechenden Fachausdrücke, die Ausdrücke für das jeweilige materielle Korrelat des psychischen Vorganges noch fehlen, sie zu schaffen und sie konsequent einsinnig zu benützen, nicht aber ein Wort, wie z. B. den in Wirklichkeit etwas Psychisches bedeutenden Ausdruck sensibel, doppelsinnig, d. h. einmal für den psychischen, das andere Mal für den materiellen Vorgang gebrauchen, oder etwa einen solchen Ausdruck verwenden, ohne überhaupt zu sagen und sich darüber klar zu sein, in welchem Sinne er ihn gebraucht.

Nicht nur als Forscher, sondern auch als Lehrer soll der Physiologe unserer, gewiss berechtigten Forderung nach Möglichkeit gerecht werden. Denn, wenn dem Schüler jene Forderung und ihre Bedeutung nicht gelehrt wird, wird der angebahnte Fortschritt ein sehr langsamer sein, da nur der kleinste Teil der Schüler, wie ja die Erfahrung gelehrt hat, im stande ist, über diese Beziehungen lediglich durch eigenes Nachdenken klar zu werden, worin sie noch außerdem durch die bestehenden Ueberlieferungen gehemmt werden.

Soweit der Physiologe nur Tierphysiologe ist, fällt es ihm am leichtesten, unsere Forderung durchzuführen, und aus diesem Grunde sollte gerade auf diesem Gebiete vom Forscher wie vom Lehrer ihre Durchführung im größtmöglichen Umfange bewerkstelligt und gelehrt werden. Dass auch auf diesem Gebiete, soweit überhaupt

dazu Anlass gegeben ist, die Durchführung nicht leicht, sondern nur relativ am leichtesten ist, darf nicht vergessen werden, wie auch nicht, warum es sich so verhält. Sie ist hier leichter, weil der Physiologe sich mit den Tieren nicht verständigen muss, und weil dem Physiologen zum Verständnis des Zusammenhanges der Erscheinungen auf diesem Gebiete, wenn auch noch sehr viel, so doch nicht so viel fehlt, als auf dem Gebiete der menschlichen Physiologie, und ferner, weil dem Physiologen, wenn er auch als Mensch sozusagen nicht aus seiner Haut heraus kann, das Absehen vom psychischen Vorgang in der Tierphysiologie leichter gemacht wird, indem er viel seltener an dieses erinnert wird. Und wird er daran erinnert, so findet er bei genauerer Untersuchung und Ueberlegung, dass die Analogie zwischen dem materiellen Tier und dem materiellen Menschen doch nicht immer eine so große ist, dass er gezwungen wäre, sich zu dem materiellen Tier ein, ihm nur an sich selbst wahrnehmbares, analoges psychisches Korrelat hinzuzudenken. Erscheint ihm aber dieser Zwang sehr groß, dann darf er nicht vergessen, dass das zum materiellen Tier hinzugedachte psychische Korrelat eben nur etwas Hinzugedachtes ist, zu dem er vermittelst einer viel entfernteren Analogie gelangt ist, als zu dem zu seinem materiellen Mitmenschen hinzugedachten psychischen Korrelat. —

Kehren wir zu der in die Form eines Fragesatzes gekleideten Ueberschrift unserer Erörterung zurück, so lautet die Antwort darauf folgendermaßen: Es ist nicht nur möglich, die Physiologie von der Psychologie sprachlich zu trennen, sondern im Grunde sind beide Wissenschaften, soweit sie bestehen, thatsächlich schon getrennt, weil das Psychische und das Materielle nicht identisch sind. Wir mengen jedoch die Ausdrucksweise beider sehr häufig durcheinander. Das Problem ist in der Ueberschrift nicht richtig gestellt. Diese Frage sollte lauten: inwiefern ist es möglich, in der Physiologie die psychologischen Fachausdrücke zu vermeiden, mit anderen Worten, die getrennt bestehenden physiologischen und psychologischen Ausdrücke nicht miteinander zu vermengen?

Darauf lautet die Antwort: Dies ist in dem Maße möglich, als das betreffende Objekt des Physiologen, der materielle Vorgang, es ihm gestattet, von dessen psychischem Korrelate abzusehen. Da ihm dies aber, wie oben angeführt, insofern das Objekt seiner Forschung auch der Mensch ist, nur zeitweilig möglich ist, lässt sich unsere Forderung auch nicht ausnahmslos durchführen.

Insolange der Physiologe von dem psychologischen Korrelate des materiellen Vorganges absehen kann, kann er überall dort, wo sich die Physiologie noch des Fachausdruckes für den psychischen Vorgang bedient, einen physiologischen Fachausdruck für den materiellen Vorgang schaffen. Da ihm aber das materielle Korrelat der psychischen Erscheinung so vielfach noch gar nicht oder ungenügend bekannt ist, muss er sich auch aus diesem Grunde zur

Bezeichnung desselben oft noch des psychologischen Fachausdruckes als Ergänzung notgedrungen bedienen. Dadurch erfährt die Durchführung der Forderung eine weitere Beschränkung. Letztere zu vermindern ist aber gerade eine der Aufgaben der Physiologen. Mit dem Fortschritt in der Kenntnis der materiellen Vorgänge wächst auch das Gebiet, auf dem unsere Forderung durchgeführt werden kann, und wird die Beschränkung eine kleinere werden; umgekehrt wird auch mit dem Fortschritt in der Erkenntnis der Berechtigung unserer Forderung das Gebiet unserer Kenntnisse von den materiellen Korrelaten der psychischen Vorgänge wachsen.

Zu meiner Behauptung, dass die Physiologie und die Psychologie, soweit sie bestehen, sprachlich schon getrennt sind, stimmt anscheinend nicht, dass manche, wie oben erwähnt, ein und dieselbe Bezeichnung, wie z. B. sensibel, einmal für den psychischen, das andere Mal für den materiellen Vorgang gebrauchen. Dies ist aber nur ein scheinbarer Widerspruch. Die Doppelsinnigkeit eines Wortes wird von uns entweder unabsichtlich oder absichtlich herbeigeführt. Im ersten Falle ist es ein Versehen, beruht es auf ungenügender Klarheit, im zweiten Falle wissen wir aber sehr wohl, dass wir eigentlich zwei verschiedene Ausdrücke benützen müssten, nur thun wir es zu einem bestimmten Zwecke nicht, z. B. um etwas absichtlich zu verdunkeln. In der Wissenschaft hat aber die sprachliche Doppelsinnigkeit keine Berechtigung. Man kann wohl ein Wort in mehrfacher Bedeutung gebrauchen, wenn aus dem Zusammenhange unmittelbar hervorgeht oder ausdrücklich hinzugefügt wird, in welchem Sinne es gebraucht wird, aber die oft wiederholte Definition des gebrauchten Wortes ist unökonomisch. Wer Wissenschaft treibt, Klarheit und Wahrheit sucht, erkennt auch, dass eindeutige Verwendung der gebrauchten Wörter dazu erforderlich ist. —

Wer sich ferner an die Behauptung, dass das Materielle und das Psychische nicht identisch sind, aus dem Grunde stoßen sollte, weil das Materielle sich auf eine bestimmte Beziehung bestimmter psychischer Elemente zueinander zurückführen lässt, der vergisst, was häufig genug übersehen wird, dass das Materielle mit dem Psychischen doch nicht deswegen als identisch genommen werden darf, weil das Materielle sich aus psychischen Elementen zusammensetzt, so wenig die chemischen Elemente identisch sind mit dem Menschen, welcher aus ihnen besteht. Psychisches und Materielles sind vielmehr nicht identisch, weil nur das Ergebnis einer bestimmten Beziehung bestimmter psychischer Elemente zueinander dem entspricht, was wir Materielles nennen, wie auch nur das Ergebnis einer bestimmten Beziehung bestimmter chemischer Elemente zueinander dem entspricht, was wir Mensch nennen. [31]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Mai 1903. № 10.

Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie.

(Fortsetzung von Bd. XVII, p. 146.)

X. Zur Determinantenlehre; Variation und Mutation.

In der Vorrede zu seinen jüngst erschienenen „Vorträgen über Descendenztheorie" bemerkt Weismann, dass unter den bekannteren Forschern nur zwei sich seinen Anschauungen über das Keimplasma unumwunden angeschlossen haben. Von den zweien werde ich selbst als einer genannt. Dadurch sehe ich mich veranlasst, genauer auseinanderzusetzen, inwiefern meine und Weismann's Anschauungen übereinstimmen oder auch voneinander abweichen.

Der Kern der Weismann'schen Theorie liegt eigentlich darin, dass das Keimplasma, also der Vererbungsstoff, aus ungleichartigen Elementarteilen bestehend gedacht wird. Ich bin fest überzeugt, dass dieser Grundbegriff sich nach und nach allgemeine Zustimmung erwerben wird: in welcher besonderen Form lässt sich vor der Hand noch nicht bestimmen.

Vor allem muss das Keimplasma Erbteile enthalten, welche von verschiedenen vorhergegangenen Generationen herstammen. Es sind die damaligen „Ahnenplasmen", jetzt „Ide" Weismann's. Wie ich es in einer früheren Nummer dieser „Gedanken" [1])

1) VIII. Homologie und Atavismus im Lichte der Keimplasmatheorie. Diese Zeitschrift Bd. XVI, p. 344.

ausgesprochen habe, scheinen mir die Erscheinungen des Atavismus nur unter Zugrundlegung einer solchen Annahme erklärbar zu sein. Bis zu diesem Punkt dürfte die heterogene Zusammensetzung des Keimplasma von nicht wenigen Biologen gebilligt werden, welche sonst zu den Gegnern von Weismann's Theorien gehören.

Bestehen aber die Ide selbst aus gleich- oder ungleichartigen Elementen? Hier setzt wohl eigentlich der Streit an, zwischen den beiden Hauptparteien, welche als „Homogenisten" und „Heterogenisten" bezeichnet werden mögen. Wenn wir annehmen, dass die Ide untereinander verschieden sein können, so müssen wir versuchen, uns eine Vorstellung zu bilden vom wie und wodurch sie sich voneinander unterscheiden. Entweder müssen wir dann annehmen (Homogenisten-Standpunkt), dass alle lebenden Elementarteilchen, aus welchen wir uns ein Id zusammengesetzt denken, gleich sind, und dann alle zugleich den gleichwertigen Elementen eines anderen Ids in derselben Keimzelle identisch oder von denselben verschieden sind; oder wir nehmen dagegen mit Weismann an (Heterogenisten-Standpunkt), dass die Elementarbestandteile eines jeden Ids einander nicht gleichartig (wohl auch nicht gleichwertig) sind und, dass einzelne Ide, wenn sie voneinander verschieden sind, es nicht zugleich in allen ihren Elementen zu sein brauchen.

Weismann hat die Gründe sehr ausführlich auseinandergesetzt, welche nach seiner Ansicht die Zusammensetzung der Ide aus heterogenen Bestandteilen beweisen. Ich verweise den Leser auf sein neuestes Buch. — Nun gliedert Weismann bekanntlich das Id in Determinanten, letztere in Biophoren, welche die letzten lebendigen Einheiten sein sollen. Diese steif erscheinende schematische Gliederung eines im jetzigen Stand des Wissens so unbestimmt aussehenden Objektes wie das Keimplasma ist wohl das unliebsamste in Weismann's Theoriengebäude. Es mag aber dem sein wie es wolle, irgend eine Gliederung des Ids in ungleichartige Teile scheint mir angenommen werden zu müssen, denn nur auf Grund einer solchen Annahme kann der genialste und fruchtbarste der Gedanken Weismann's bestehen, nämlich die Hypothese der Germinalselektion.

In seinen „Vorträgen" entwickelt Weismann diese Hypothese in allen ihren Folgen zu einer bedeutungsvollen Theorie, aus welcher bestimmt gerichtete Variationen, wie sie schon früher von verschiedenen Autoren behauptet wurden, eine fließende Erklärung finden[1]). — Veränderungen der einzelnen Bestandteile des Ids, Wettstreit der Ide und ihrer Elemente untereinander um die Be-

1) Man vergleiche darüber Nr. 9 dieser „Gedanken": Variationsrichtungen und Germinalselektion. Diese Zeitschr. v. XVII, p. 142, 1897.

stimmung des werdenden Organismus, sowie seiner einzelnen Organe und Gewebe bilden den unsichtbaren Mechanismus der Formenentwickelung, im Leben des Individuums und der Art.

Wenn wir nun annehmen, dass die Ide in Determinanten und Biophoren, oder sonst irgendwie in ungleichartige Elementarteile gegliedert sind, so veranlasst uns diese Annahme dazu, dass wir versuchen, uns von ihrer Wirkungsweise irgend eine Vorstellung zu bilden.

Man kann die Determinanten als Elementaranlagen von Zellgruppen, einzelnen Zellen oder Bestandteilen der Zelle auffassen, welche dieselben im Keime vertreten, um im Laufe der Ontogenese, durch erbungleiche Kernteilungen, im werdenden Organismus an den richtigen Platz gebracht zu werden und daselbst ihre Wirkung zu entfalten, welche nach und nach infolge successiver Reize ausgelöst wird. Diese ist die Auffassung Weismann's.

Es ist aber auch die Annahme zulässig, die Determinanten seien im Keime nicht die Vertreter von Teilen des Organismus, sondern von Eigenschaften, welche entweder den gesamten Organismus oder nur einzelne Abschnitte desselben, wie Metameren, Organe, Gewebe, Zellen oder Zellteile betreffen können.

Indem ich meine Zuneigung zur letzteren Formel ausspreche, muss ich zugleich betonen, dass der Gegensatz zwischen den beiden Auffassungen kein so schroffer ist, wie er beim ersten Eindruck zu sein scheint, denn Organismen sind, ebenso wie ihre mehr- und einzelligen Bestandteile, doch nur durch ihre Eigenschaften bestimmt, letztere mögen dem Ganzen oder nur einem Teil zukommen. Deswegen ist mir nicht klar geworden, warum Weismann die Annahme verwirft, dass die Determinanten die Träger von Eigenschaften sind, vorausgesetzt, man nehme an, dass jene Eigenschaften nicht immer den ganzen Organismus betreffen müssen.

Aber die Eigenschaften eines Organismus, sowohl spezifische wie individuelle, sind sehr verschiedener Art: man kann chemische (stoffliche) und morphologische (strukturelle) Eigenschaften unterscheiden, welche zueinander mannigfache Beziehungen eingehen oder sogar voneinander abhängig sind. Eine besondere Kategorie physiologischer Eigenschaften aufzustellen scheint mir nicht gerechtfertigt, da letztere eigentlich nur als dynamischer Ausdruck der morphologischen und chemischen Eigenschaften gedacht werden können.

Demnach darf die Frage gestellt werden, ob wir nicht für chemische und morphologische Eigenschaften verschiedene Determinanten postulieren müssen. Oder sind am Ende nicht alle Eigenschaften der lebenden Wesen auf chemisch-physikalische Elementarvorgänge zurückzuführen? Letzteres muss von jedem, der nicht an eine besondere Lebenskraft glaubt, notwendig angenommen

werden, aber mit dem Vorbehalt, dass wir, im jetzigen Zustand der Physik und der Chemie, uns keine Vorstellung der eigentlichen biochemischen Vorgänge bilden können. Die Verbindung zwischen Morphologie und Chemie, eine chemisch-physikalische Morphogenie der Lebewesen gehört zu den unerreichten Endzielen biologischer Forschung.

Aber jedes Lebewesen besitzt in allen seinen Teilen und Teilchen, neben dem morphologischen einen chemischen Bau: zu Grunde liegen demselben die noch ganz unbekannten eiweißartigen Verbindungen, aus welchen das eigentlich Lebende, das Protoplasma besteht; daneben erscheinen die zur Ernährung der lebenden Substanz dienenden Stoffe, sowie die Produkte des Stoffwechsels, welche zum Teil für jedes Protoplasma, d. h. für jede Species, für jede Zellenart des Leibes charakteristisch sind. Diese Produkte allein sind die für uns erkennbaren Zeichen der chemischen Verschiedenheit einzelner Plasmaarten, Zeugnisse, deren hohe Bedeutung nicht genug hervorgehoben werden kann, wiewohl dieselben bis jetzt nur sehr wenig untersucht wurden. Auf solchen für unsere Mittel leider nicht immer auf chemischem Weg nachweisbaren Unterschieden beruhen gewiss viele hochwichtige Eigenschaften der Lebewesen, von welchen sogar ihr Bestehen oder Absterben abhängig sein kann. Als Beispiele mögen erörtert werden: die Absonderung von Giftstoffen in den Geweben der Pflanzen, die Empfänglichkeit oder Immunität verschiedener Tierarten für bestimmte Infektionen oder Parasiten, die Bildung von Stoffen von seiten der Parasiten, welche bei ihren Wirten eine dem Gast günstige Reaktion hervorrufen, wie Cecidienbildung u. s. w.

Viele jener Stoffe sind im Organismus dadurch bedeutungsvoll, dass sie als Reize wirken, durch welche verschiedene allgemeine oder lokalisierte Lebensvorgänge ausgelöst werden. Je tiefer wir in den Mechanismus des Lebens eindringen, desto mehr müssen wir uns überzeugen, dass sehr viele, vielleicht sogar die große Mehrzahl der Funktionen im ausgebildeten Organismus durch spezifische chemische Reize ausgelöst werden, welche entweder direkt oder durch Vermittelung des Nervensystems operieren. Aehnliches gilt wohl auch für die morphogenetischen Vorgänge während der Ontogenese. Von derartigen Vorgängen kennen wir nur wenige von den gröberen: wir wissen, dass Sekrete innerer Organe, wie z. B. des Pankreas und der Schilddrüse auf den gesamten Stoffwechsel einwirken, während andere streng lokalisierten Einfluss ausüben, wie die nach neueren Untersuchungen auf die Uterusschleimhaut wirkenden Absonderungen der Graaf'schen Follikel und der *Corpora lutea.* Daher dürfen wir vermuten, dass in vielen Fällen, in welchen uns kein spezifischer Reizstoff bekannt ist, ein solcher doch thatsächlich da ist.

Von einem Reiz zum anderen durchläuft der Organismus durch eine ununterbrochene Reihe von Auslösungen den langen Weg seiner Entwickelung und seines Lebens.

Sprechen wir aber von Reizen und Auslösungen, so müssen wir uns Mechanismen denken, deren Funktion ausgelöst wird. Zu solchen Mechanismen gehören die Determinanten. Aus ihrer spezifischen Thätigkeit und dem damit verbundenen Stoffwechsel der von ihnen beherrschten Zellen entstehen wiederum neue Reizstoffe, welche auf andere Teile des Organismus wirksam werden können. Und Determinanten muss jede Zelle enthalten, welche noch die Fähigkeit bewahrt, sich zu vermehren und ihre Eigenschaften auf ihre Tochterzellen zu vererben.

Die Art jeder ausgelösten Thätigkeit muss durch die Qualität des Reizes und die Beschaffenheit des gereizten Mechanismus bestimmt werden. So wird ein elektrischer Strom die Nadel des Galvanometers, aber nicht die Flüssigkeitssäule des Thermometers in Bewegung setzen. Umgekehrt wird strahlende Wärme das Thermometer und nicht das Galvanometer beeinflussen. Aber nicht jedes Galvanometer ist für jeden Strom in gleichem Grad empfindlich. Ebenso antwortet im Tierleib nicht jedes Organ auf jeden im Blut zirkulierenden Reizstoff. So reagiert die Uterusschleimhaut allein und nicht die Schleimhaut des Darmes oder der Luftwege auf den durch das Sekret der *Corpora lutea* gebrachten Reiz; und vom geschwängerten Uterus gehen vermutlich wiederum Reizstoffe an die Milchdrüsen und an verschiedene andere Organe ab, deren Stoffwechsel in Beziehung zur Schwangerschaft verändert werden soll.

Steht aber das besondere Verhalten und die besondere Thätigkeit verschiedener Teile des Organismus in Beziehung zu besonderen Reizstoffen, welche auf besondere Determinanten und Determinantengruppen einwirken, so dürfen wir vermuten, dass auch der gesamte Organismus, in seinen Eigenschaften, durch die Einwirkung spezifischer Reizstoffe auf die Gesamtheit seiner Determinanten bestimmt wird; dass das Bild des Individuums, ja sogar das Bild der Species, das Resultat der Einwirkung bestimmter chemischer Reize auf eine gegebene Keimplasmastruktur, d. h. auf die entsprechende Summe von Determinanten ist; dass Species- (resp. Rassen- und Varietäten-) Unterschiede zum großen Teil rein chemischer Natur sein dürfen. Solche chemische Unterschiede geben sich, wie oben erwähnt wurde, u. a. in der Beschaffenheit der Produkte des Stoffwechsels kund. So können von nahe verwandten Molluskenarten die eine in ihrem Blut Hämoglobin enthalten, die andere nicht, nahe verwandte Pflanzen verschiedene Gifte oder Gerbstoffe produzieren. Nach den Untersuchungen von

Armand Gautier[1]) enthalten sogar die einzelnen Varietäten der Weintraube in ihren Beeren verschiedene Farbstoffe.

Durch diese Betrachtungen finde ich mich veranlasst, anzunehmen, dass die im lebenden Organismus ununterbrochen verlaufenden Ketten von Reizen und Auslösungen hauptsächlich chemischer Natur sein müssen. Durch Bildung von Reizstoffen sind die Determinanten eines Körperteils im stande, auf diejenigen entfernten Teile, ja auf den gesamten Organismus eine Wirkung auszuüben. Die Bildung der Reizstoffe, welche als Produkte des Stoffwechsels der Zelle unter dem Einfluss der Determinanten aufzufassen sind, bleibt dem Einfluss der Außenwelt, d. h. der äußeren Lebensbedingungen unmittelbarer ausgesetzt als die Determinanten selbst, welche, wie wir annehmen dürfen, als geformte oder molekular strukturierte Erbteilchen in den Zellkernen sitzen. Veränderungen der Reizstoffe infolge von unmittelbarer oder mittelbarer Wirkung eingeführter Nahrungsstoffe, der Temperatur u. s. w., Einführung neuer Reizstoffe von außen müssen zur Veränderung des Gesamtorganismus oder einzelner Teile desselben führen. So entstehen z. B. die Gallen; so entsteht auch der nach meiner Ansicht somatogene Polymorphismus (Ernährungspolymorphismus) des Arbeiterstandes bei sozialen Insekten.

Bedenken wir, dass die Kette der Reize und Auslösungen bereits in der Keimzelle beginnt, so sind wir zur Annahme geleitet, dass, außer den strukturierten Determinantengruppen, welche die Ide bilden, noch unorganisierte aber spezifische Reizstoffe zur Erbmasse jeder Keim- und Embryonalzelle gehören; wir mögen in solchen Stoffen einen rein chemischen, vorübergehenden und durch die Einwirkung äußerer Einflüsse leicht veränderlichen Bestandteil der Erbmasse vermuten. Er entspricht teilweise dem, was ich früher als „Zymoplasma" bezeichnet habe[2]).

* * *

Die ausführlichen und geistreichen Untersuchungen von De Vries haben für die Descendenztheorie einen besonders wertvollen Schatz neuer Thatsachen eröffnet. Aus denselben ergiebt sich, dass nicht jede angeborene Veränderung eines Lebewesens in gleichem Grad und in gleicher Beständigkeit auf dessen Nachkommen vererbt wird. Deswegen sind die einzelnen Veränderungen, in Bezug auf die Entstehung beständiger spezifischer oder subspezifischer neuer Formen von sehr ungleichem Wert.

Einerseits giebt es sogenannte fluktuierende Variationen, welche um einen Mittelpunkt schwanken und, trotz sorgfältiger

---

1) A. Gautier. Les mécanismes moléculaires de la Variation des races et des espèces in Revue générale des Sciences 12. année Nr. 23, 1901.

2) S. „Gedanken" etc. III. Das Zymoplasma und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Diese Zeitschr. Bd. 13, p. 410, 1893.

Auslese, bei der Nachzucht über eine bestimmte Grenze hinaus nicht getrieben werden können. Fällt die Auslese aus, so kehren die Nachkommen im Laufe weniger Generationen zum Ausgangspunkt der Zucht, d. h. zum Mittelstand zurück.

Andere Veränderungen sind dagegen mehr oder minder erblich und infolge von Isolierung durch die Auslese zu beständigen Rassen fixierbar. Sie sind es aber nicht alle in gleichem Maße. — Aus diesen Veränderungen allein, welche De Vries als Mutationen bezeichnet, können in der Gärtnerei neue beständige Formenreihen (Rassen und Varietäten), in der Natur Arten und Abarten entstehen, was aus den oben erwähnten fluktuierenden Variationen nicht geschehen kann.

Bei den Variationen handelt es sich hauptsächlich um Veränderungen im Ausbildungsgrad von einzelnen Merkmalen der Art. Bei den Mutationen treten neue Merkmale auf, welche entweder plötzlich in auffallender Intensität erscheinen, oder aus einem unansehnlichen Anfang sich im Laufe der Generationen ausbilden.

Jede Art zeigt fortwährend Variationen. Sie sind die notwendige Folge jeder beliebigen Einwirkung der Außenwelt auf den Keim oder auf den in Ausbildung und Wachstum begriffenen Organismus. — Mutationen erscheinen nur von Zeit zu Zeit und können auch im Stamme der Art oder der besonderen Rasse kürzer oder länger latent bleiben, um sich dann nach und nach in einzelnen Individuen zu offenbaren.

Man darf annehmen, dass das Keimplasma bei den einfachen Variationen in seiner Struktur nicht wesentlich verändert wird resp. in Schwankungen gerät, welche dessen Gleichgewicht nur vorübergehend stören, aber bald ausgeglichen werden.

Bei den Mutationen wird die Struktur des Keimplasma dauernd gestört und von der früheren Gleichgewichtslage in eine neue gebracht. Seine Elemente sind zum Teil verändert, oder es sind zu den alten Elementen neue hinzugekommen, oder einzelne von den alten sind verschwunden.

Der Gedanke liegt nahe, dass die Ursache der fluktuierenden Variation nicht in der Zusammensetzung des Idenkomplexes liege, sondern im Ueberwiegen der Ernährung und, dementsprechend, der Wirkung einzelner Determinanten, welche durch außerhalb oder innerhalb der Keimzellen liegende Reize ausgelöst worden ist.

Anders gesagt, die Variation beruht auf einer wieder leicht ausgleichbaren Veränderung in der Erbmasse, die Mutation auf einer nicht mehr oder nur sehr schwer ausgleichbaren Veränderung. Variationen und Mutationen entstehen infolge von Ernährungsstörungen im Keimplasma, vor und während der Bildung des Individuums. Wird durch solche Störungen sozusagen die Elastizitätsgrenze im Gefüge der be-

treffenden Determinanten nicht überschritten, so bleibt die Veränderung eine Variation. Wird jene Grenze überschritten, so kann eine Mutation entstehen.

Durch diese Annahme scheint mir De Vries' Mutationstheorie mit Weismann's Anschauungen über den Bau des Keimplasma in vollkommenen Einklang zu kommen.

Das Keimplasma kann als kontinuierlich wachsenden Stolo, aus welchem reihenweise neue Organismen knospenartig abgezweigt werden, mit einem großen Jacquard'schen Webstuhl verglichen werden, welcher einen kompliziert gemusterten Stoff webt. Die ganze Reihe der durchlöcherten Kartons würde den Determinanten eines Ids entsprechen. Durch die Stellung der Löcher wird die Bewegung der einzelnen Kettenfäden reguliert und dadurch das Muster des Gewebes bestimmt. Eine vorübergehende Störung, welche auch länger als der vollständige Umlauf der Kartonreihe dauern dürfte, kann mit einer das Keimplasma von außen treffenden Einwirkung verglichen werden; sie bedingt einen Fehler in einer oder mehreren Wiederholungen des Musters im Gewebe, vergleichbar mit einer nicht oder nur auf die nächsten Generationen vererbbaren Variation im Organismus. Ist aber ein Karton beschädigt oder dauernd modifiziert worden, so wird dadurch eine Veränderung des Musters eingeleitet, welche, solange der beschädigte oder modifizierte Karton arbeitet, wiederholt wird. Ebenso würde es im Keimplasma geschehen, falls es nur aus einem Id bestünde und in demselben eine Determinante verändert würde: die in den folgenden Generationen entstehenden Individuen würden dann sämtlich in entsprechender Weise verändert erscheinen.

Das Keimplasma ist aber viel komplizierter als der Jacquard'sche Webstuhl, denn jedes der vielen Ide, welche es enthält, besitzt seine der gesamten Kartonreihe des Webstuhls entsprechende Determinantensammlung. In ihm kommen die einzelnen Ide und die in denselben enthaltenen homologen Determinanten zum Wettstreit um die Leitung der Entwickelung des ganzen Organismus, sowie einzelner Teile desselben. — Dadurch entstehen die verwickelten Verhältnisse der latenten Mutation und Vererbung, die Erscheinungen des Rückschlags und des Atavismus.

* * *

Weismann nimmt an, dass eine latent vererbte Eigenschaft erst dann zum Vorschein kommen kann, wenn die betreffende Determinante irgendwie im Ei oder in einer bestimmten Anlage unter ihresgleichen die Mehrzahl bildet. Diese Anwendung des demokratischen Abstimmungswesens scheint mir nicht genügend gerechtfertigt zu sein. Betrachten wir die Determinanten nicht etwa wie leblose Gewichtseinheiten, welche auf einer Wage gewogen werden können, sondern wie dynamische Elemente, welche

eine Arbeit leisten, dann können wir ihre Wirkung auf einen beliebigen Körperteil mit mechanischen Kräften vergleichen, welche auf einen gegebenen Punkt nach verschiedenen Richtungen einen Zug ausüben. Werden solche Kräfte auf üblicher Weise durch Linien symbolisiert, die vom gegebenen Punkt nach verschiedenen Richtungen ausgehen und deren Länge der Intensität jeder einzelnen Kraft entspricht, so lässt sich auf Grund des Parallelogramms der Kräfte die Resultante ihrer Wirkung konstruieren. Wenn z. B. auf den gegebenen Punkt drei Kräfte einwirken, von welchen zwei einander etwa gleichwertig sind, aber in entgegengesetzter oder beinahe entgegengesetzter Richtung arbeiten, die dritte geringere etwa normal zur Richtung der ersteren, so wird die Resultante der beiden ersteren null oder sehr gering sein, und deswegen wird die dritte allein oder wenigstens vorwiegend die Richtung der Bewegung bestimmen.

Dass dieser Vergleich zulässig ist, scheinen mir die bei Hybriden und Mischlingen auftretenden Atavismen zu beweisen. Wenn bei Kreuzung von zwei reinen Taubenrassen, oder sogar von beständigen wilden Arten, z. B. Stieglitz und Kanarienvogel, Färbungen oder sonstige Eigenschaften auftreten, die keiner der beiden Elternformen zukamen, so ist wohl nicht anzunehmen, dass die jene Eigenschaften bestimmenden atavischen Determinanten im Keim des Hybriden oder Mischlings in solchen Fällen die Mehrzahl gebildet haben; wohl aber, dass ihre richtende Wirkung deswegen zur Geltung kam, weil die von den zwei verschiedenartigen direkten Eltern abstammenden Vererbungselemente gegen einander arbeiteten und sich gegenseitig aufhoben. Dadurch wurde den allen beiden Eltern gemeinsamen Determinanten atavischer Eigenschaften zur Entfaltung ihrer Wirkung freier Raum gelassen.

Vielleicht kommen auch andere Momente in Betracht; aber es ist nicht meine Absicht, die Erscheinungen der Hybridation in ihrer verwickelten Gesamtheit zu behandeln. Vielmehr sehe ich dem in Aussicht stehenden Band De Vries' über den Gegenstand mit gespannter Erwartung entgegen.

XI. Ueber erbungleiche Kernteilung.

Ein schwerer Einwand ist oft gegen die Annahme, dass das Keimplasma aus ungleichwertigen Bestandteilen zusammengesetzt ist, aufgeführt worden: nämlich, dass erbungleiche Kernteilungen, d. h. Mitosen, in welchen die Chromatinkörper unter die zwei Tochterkerne ungleich verteilt werden, nicht beobachtet sind. Darauf kann allerdings geantwortet werden, dass überhaupt nicht bewiesen ist, dass in jeder Kernteilung jedes Chromatinkorn halbiert werde. Es ist trotzdem wichtig, endlich doch einen Fall kennen zu lernen, in welchem wirklich eine offenbar zur prospektivischen

Potenz der betreffenden Tochterzellen in Beziehung stehende ungleiche Kernteilung vorkommt.

Ich entnehme denselben der schönen Arbeit von Giardina über die Bildung der Eier und Nährzellen in der Keimdrüse von *Dytiscus*[1]). Je ein Ei entsteht mit der betreffenden Gruppe von 15 Nährzellen aus einer einzigen Zelle, welche sich viermal mitotisch teilt. Die 15 Nährzellen werden nicht vollständig vom Ei getrennt, sondern sie bleiben durch Plasmastiele mit demselben traubenartig verbunden.

Schon bevor die erste Teilung durch Sichtbarwerden des Centrosoms angekündigt wird, verdichtet sich ein Teil des Chromatins

Fig. *a*.



Fig. *b*.

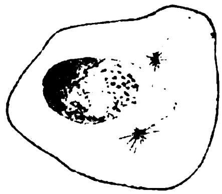


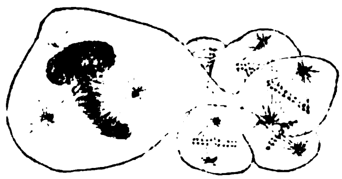
Fig. *c*.



Fig. *d*.



Fig. *e*.



in der einen Hälfte des Kerns, während die andere Hälfte die Netzstruktur bewahrt (Fig. *a*). Erst dann erscheint das Centrosom und teilt sich (Fig. *b*) und es wird die Teilungsspindel gebildet. An letzterer nehmen aber nur die Chromosomen der genetzten Kernhälfte teil, während die verdichtete Masse unthätig bleibt, um als Ganzes der einen Tochterzelle zugeteilt zu werden (Fig. *c*). Derselbe Vorgang wiederholt sich in den drei darauffolgenden Zellteilungen für die Zellen, welche die verdichtete Chromatinmasse enthalten und welche der Stammreihe der Oocyts gehören (man vergleiche die Figuren *d* und *e*, welche das Achtzellenstadium und die darauffolgende letzte Mitose darstellen).

1) Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*, in: Internat. Monatschr. anat. Phys. Bd. XVIII, Heft 10—12, 1901.

Nach der letzten Teilung wird die Struktur des Kerns im Oocyt wieder gleichartig netzförmig.

Der Sinn des ganzen Vorganges ist offenbar der, dass die Keimplasmamasse als Ganzes an die Eizelle überliefert wird, während die Nährzellen nur die ihnen gebührenden Kernbestandteile bekommen. Die Kernteilungen sind (wie Giardina selbst annimmt) in Bezug auf die ungleiche prospektivische Potenz der Ei- und Nährzellen ungleich. Es handelt sich um eine erbungleiche Kernteilung. **Prof. Dr. Emery (Bologna).** [33]

Abbildungen *a* bis *e* nach Giardina l. c. T. XVII, Fig. 13, 14, 17, T. XIX, Fig. 38, 42. Vergr. 800 : 1.

Ueber die Anfangskammer der Gattung Orthoceras Breyn.

Unter diesem Titel hat Professor Dr. Philipp Pocta (Prag) eine Abhandlung in den Sitzungsberichten der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften veröffentlicht (vorgelegt am 10. Oktober 1902 — ausgegeben am 20. November 1902), welche große Bedeutung für die Ontogenese und die richtige Auffassung der Verwandtschaft und Descendenzverhältnisse der fossilen Cephalopoden besitzt. Bis nun nahm man zumeist an, dass *Orthoceras* — ebenso wie *Nautilus* — zuerst eine leicht vergängliche, aus Konchyolin bestehende Embryonalschale bildete, deren Anwesenheit durch eine „Narbe" auf der Rückwand der ersten Luftkammer angedeutet werde. Die Beschaffenheit dieser Narbe hat J. Barrande[1], der ihr zuerst den Namen (cicatrix) gab, eingehend erörtert und allgemein wurde angenommen, dass alle *Nautiloidea* (mit Ausnahme einiger paläozoischen Gattungen wie *Endoceras* und *Piloceras*) als Embryonalende die erste Luftkammer aufweisen. Bei *Endoceras* Hall (den „Vaginati" der älteren Autoren) und *Piloceras* Hyatt ist bekanntlich der Sipho ungemein dick und er bildet die Spitze des Gehäuses, indem er hinter der ersten Luftkammer beträchtlich anschwillt und sich sodann zur Spitze verengt. Für *Endoceras* hat Holm [2] diese erste Anlage der Schale geschildert und gezeigt, dass diese untersilurische Form sowie im sonstigen Bau der Schale auch in deren embryonaler Anlage von den übrigen *Nautiloidea* abweicht. „In der Regel" — sagt Zittel [3] — bildet jedoch die erste Luftkammer das Embryonalende der Schale. Dieselbe[1]) hat konische Form, ist am hinteren Ende abgestutzt und außen fast immer mit einer Narbe versehen, welche vermuten lässt, dass hier vielleicht eine vergängliche Embryonalblase angeheftet war." An

1) Gemeint ist die erste Luftkammer.

anderer Stelle [4] hebt Zittel hervor, dass nach den Untersuchungen von Barrande, Hyatt und Branco die tetrabranchiaten Cephalopoden zweierlei Anfangskammern besäßen, welche in wesentlichen Merkmalen verschieden seien. *Nautilus* und viele paläozoische Gattungen wie *Orthoceras*, *Cyrtoceras*, *Phragmoceras*, *Trochoceras* u. s. w. besäßen eine kegelförmige, mit Narbe ausgestattete Anfangskammer, während jene der Clymenien, Goniatiten und Ammoniten blasenförmig, von kugeliger oder eiförmiger Gestalt sei. Es sei aber wahrscheinlich, dass die Narbe entweder die Ansatzstelle oder die nachträglich geschlossene Verbindungsöffnung zu einer weiteren, leicht vergänglichen, vielleicht häutigen Blase darstelle, welche der Anfangskammer der Ammoniten entspräche. Nach dieser von Hyatt vertretenen Auffassung wäre demnach die Anfangskammer der *Nautiloidea* gleichwertig mit der zweiten Kammer der Goniatiten und Ammoniten.

Darauf, dass Jäkel [5] die kühne Hypothese aufgestellt hat, *Orthoceras* sei mit seiner aus Konchyolin gebauten Embryonalblase festgeheftet gewesen, und der Aufbau des langen gekammerten Gehäuses habe keinen anderen Zweck gehabt, als der allmählichen Auffüllung des Meeresgrundes gleichen Schritt haltend, das Tier vor der Ueberdeckung mit Schlamm zu schützen, soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Es hat nun schon J. M. Clarke [6] im Devon Nordamerikas ein Bruchstück eines *Orthoceras* gefunden, welches die Spuren einer kalkigen Protokoncha erkennen ließ. Allerdings blieb die Sache noch etwas zweifelhaft, weil jener Fund allzu unvollständig war — das Fossil enthielt nur eine einzige Luftkammer —, so dass eine Bestätigung der Clarke'schen Entdeckung höchst wünschenswert erschien.

Diese Bestätigung hat nun Ph. Pocta in der eingangs erwähnten Abhandlung [7] geliefert, wozu ihm Funde in Barrande's Etage Ei bei Prag Gelegenheit gaben. An dem Fundorte Vyskocilka kommen tuffige Kalksteine vor, welche ungewöhnlich gut erhaltene „körperliche" Graptolithen führen und deshalb den Sammlern wohl bekannt sind. Sie bergen aber auch zahlreiche kleine Reste, eine Mikrofauna, aus juvenilen Exemplaren aller Ordnungen der Mollusken bestehend. Dünnschliffe zeigen neben Gastropoden und Lamellibranchiaten zumal in großer Zahl winzige *Orthoceras*-Schalen, die häufiger sind als erstere. Die Schnitte treffen die Schälchen selbstverständlich in verschiedenen Richtungen, median geschnittene Schalen sind sehr selten — auf hunderte von Durchschnitten kommen nach Pocta 1—2 central geführte vor. Von einer näheren Bestimmung der Gehäuse kann selbstverständlich nicht die Rede sein. Eine Anzahl von centralen Durchschnitten jugendlicher *Orthoceras*-Individuen konnte, da dieselben die Anfangskammer erhalten hatten,

über die Form derselben belehren, während größere, erwachsene Individuen durchwegs ohne Anfangskammer erscheinen, die gebrechlich gewesen und abgefallen zu sein scheint.

Die von Pocta untersuchten *Orthoceras*-Schalen messen nur 0,5 bis 12 mm in der Länge, müssen also als von sehr jugendlichen Individuen herrührend angesprochen werden. Wie Pocta hervorhebt, lassen sich unter diesen Schalen jene beiden Gruppen unterscheiden, in welche Barrande die erwachsenen trennte: die „longicones“ mit zylindrisch-konischen und die „brevicones“ mit kurz kegelförmigen Gehäusen. Man kann diese beiden Gruppen schon in den jüngsten Entwickelungsstadien leicht unterscheiden, hinsichtlich der Anfangskammer aber zeigen sie im allgemeinen die-

Fig. 1.

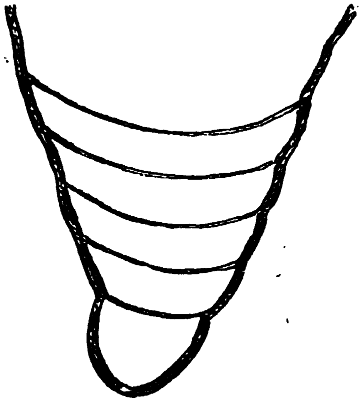


Fig. 2.

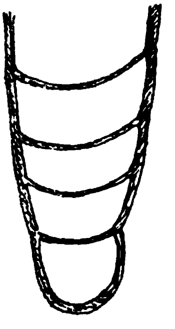


Fig. 1 kurz kegelförmige, Fig. 2 subzylindrisch konische juvenile *Orthoceras*-Schale von Vyskocilka nach Pocta.

(Die Figuren kopiert nach Fig. 9 und Fig. 3 der Tafel, auf welcher Pocta die Schnitte in fünfzigfacher Vergrößerung nach Zeichnungen mittelst der *Camera lucida* zur Ansicht brachte.)

selben Verhältnisse. Die Protokoncha erscheint als blasenförmige, zuweilen unten etwas zugespitzte Kammer, die gewöhnlich durch eine Einschnürung von der ersten Luftkammer abgeschnürt ist. Immer ist dieser Anfang der Schale von größeren Dimensionen als die folgende, erste Luftkammer. Bei den zylindrisch-konischen Schalen pflegt die Anfangskammer eine etwas wenig bedeutendere Breite zu besitzen, ist aber gewöhnlich höher als die erste Luftkammer. Bei den kurz kegelförmigen ist ihr Umriss sehr von jenen der anderen Kammern abweichend, so dass sie sogleich in die Augen fällt.

Wie Pocta hervorhebt, unterscheidet sich die Masse, aus welcher die Protokoncha dieser Schälchen besteht, in den Durchschnitten auch nicht im geringsten von der Masse der übrigen

Schale. Es muss deshalb angenommen werden, dass auch die Anfangskammer ebenfalls wie die übrige Schale aus Kalk besteht.

Sehr selten ist in den Durchschnitten der juvenilen Schalen der Sipho zu sehen, so dass es scheint, als wenn der Schnitt in den meisten Fällen denselben nicht getroffen hätte, was allerdings leicht verständlich wird, wenn man in Betracht zieht, dass in jenen Fällen, in welchen der Sipho zufällig getroffen wurde, die Siphonalduten nur etwa 0,04 bis 0,08 mm messen, also eine sehr unbedeutende, vom Schnitt leicht zu fehlende Breite besitzen. Vom Sipho selbst ist, wie Pocta berichtet, in den juvenilen Gehäusern keine Spur zu entdecken — in diesen Stadien hatte die denselben einhüllende Membrane noch keine festen Bestandteile (Kalk), die den Verlauf des Sipho hätten andeuten können.

Fig. 3.

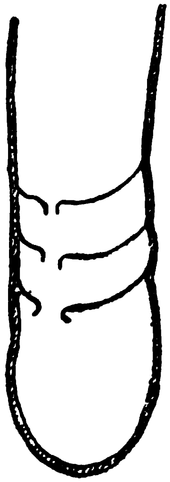


Fig. 3 nach Fig. 6 Pocta's.

Fig. 8.

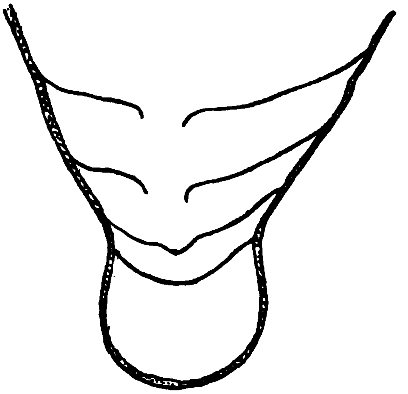


Fig. 4 nach Fig. 8 Pocta's.

Höchst interessant aber sind die Verhältnisse der Siphonalduten, welche Pocta schildert. Wir lernen hier die Art und Weise kennen, in welcher die von Barrande so genau untersuchte und eingehend geschilderte Narbe zu stande kam. Pocta bringt zwei Schälchen-Durchschnitte, an welchen die Siphonalduten der ersten Luftkammer ersichtlich sind, zur Abbildung. Das erste, welches in Fig. 3 reproduziert ist (welche der Fig. 6 bei Pocta entspricht), ist eine subzylindrische Schale, welche von den übrigen jugendlichen *Orthoceras* des tuffigen Kalkes von Vyskocilka insoferne abweicht, als die Embryonalschale nicht durch eine Einschnürung von dem übrigen Schalenteil abweicht. Pocta meint, dass dies daher rühre, weil dieses Exemplar noch jugendlicher sei als die übrigen. „Es ist — sagt er wörtlich —

aus dem ganzen Habitus dieser Schale, welche nur drei Scheidewände besitzt, zu schließen, dass uns dieselbe ein sehr junges Individuum vorstellt und es ist möglich, dass erst später die Protokoncha durch Einschnürung von der übrigen Schale sich abgrenzt." Ich muss gestehen, dass mir das nicht sehr wahrscheinlich scheint. Ist die Protokoncha der Orthoceren kalkig — und ich meine, dass Pocta dafür durch seine Untersuchungen, welche Clarke's an unvollständigem Materiale gemachten Wahrnehmungen bestätigen, den vollgültigen Nachweis erbracht hat —, dann ist schwer einzusehen, wie später eine solche Einschnürung hätte vor sich gehen können. Ich glaube, dass eher anzunehmen ist, dass in Beziehung auf diese Einschnürung die jugendlichen *Orthoceras*-Gehäuse einige Verschiedenheit zeigen. Uebrigens ist auch bei diesem in Rede stehenden Schälchen der Embryonalteil etwas breiter als die erste Luftkammer und zeichnet sich insbesonders durch seine beträchtliche Höhe aus. Glücklicherweise traf der Schnitt sehr genau die Siphonalduten, — wir sehen unfern der Mitte der Schale drei Duten, welche je jünger, desto enger werden. Die letzten zwei bilden ein einfaches Röhrchen, die erste Dute ist in der Anfangskammer wie kragenförmig umgestülpt. Diese Umstülpung ist es, welche die Narbe auf der ersten Scheidewand, die Cicatrix Barrande's bildet.

Unsere Fig. 4 giebt das von Pocta zur Abbildung gebrachte kurz kegelförmige Schälchen wieder, bei welchem der Schnitt nur zwei Siphonalduten getroffen hat. Auch hier liegt der Sipho nicht central und auch hier scheint die Dute der dritten Scheidewand weiter zu sein als jene der vierten.

Als Hauptergebnis seiner Untersuchungen führt Pocta folgende Sätze an:

1. „Die Gattung *Orthoceras* hatte eine kalkige Anfangskammer.

2. Die Gestalt derselben war sackförmig, nach unten etwas wenig verengt und immer von bedeutenderer Breite als die erste Luftkammer.

3. Diese Protokoncha besteht nur in juvenilen Stadien, später fehlt sie und die Spuren derselben an erwachsenen Individuen gehören zu den größten Seltenheiten (Clarke).

4. Die erste Siphonaldute stülpte sich auf der ersten Scheidewand kragenförmig um und bildete so die Narbe (Barrande's cicatrix). Diese erste Siphonaldute pflegt eine andere Form zu haben als alle übrigen Duten der Schale. Bei einigen Arten (z. B. *Orthoceras mundum*) ist dieser Unterschied zwischen der ersten Siphonaldute und zwischen allen übrigen Siphonalöffnungen besonders bedeutend."

Gegen diese Sätze wird sich schwerlich eine Einwendung erheben lassen. Dass damit die Annahme einer aus Konchyolin auf-

gebauten und — wie Jäkel will, festgehefteten — Embryonalschale der Orthoceren hinfällig wird, bedarf wohl keiner weiteren Ausführung. Diese kühne Annahme, die sogar in einem schematischen Bild des Schalenanfanges eines Orthocerenkörpers ihren Ausdruck fand [8], braucht uns weiter nicht zu beschäftigen, wohl aber die Frage, wie es denn, nachdem für *Orthoceras* eine kalkige Embryonalschale nachgewiesen wurde, mit dem embryonalen Teil des *Nautilus*-Gehäuses steht. Auch für *Nautilus* ist wohl zweifellos, dass die kappenförmige, mit Narbe versehene Kammer, welche Branco seinerzeit für die erste Anlage des *Nautilus*-Gehäuses hielt [9], keineswegs der eiförmigen Embryonalkammer der Ammoniten und Belemniten entspricht, sondern vielmehr von Hyatt mit Recht als zweite Kammer (erste Luftkammer) betrachtet wird. O. Jäkel hat dafür einen sehr interessanten Beleg angeführt [10], indem er einen *Nautilus Barrandei* v. Hauer aus der alpinen Trias schilderte und zur Abbildung brachte, bei dem zwar nicht die Embryonalkammer selbst, aber doch der Abdruck derselben erhalten ist. Die *Nautili* dieser Gruppe, für welche Hyatt die Gattung *Syringoceras* kreierte [11], besitzen einen durchbrochenen Nabel, sowie manche andere triadische und paläosoische *Nautilus*-Formen. Das von Jäkel zur Abbildung gebrachte Exemplar wird von ihm mit folgenden Worten geschildert: „Ein *Nautilus Barrandei* Hauer, den ich vor vielen Jahren in den roten Keuperkalken des Rötelstein bei Aussee fand, lässt zwar den Anfang der Schale vermissen, zeigt aber dessen Eindruck auf der Innenfläche der letzten Windung. Dieser Eindruck schließt sich zunächst mit scharfen Seitenkanten den noch erhaltenen Kammern an. Allmählich nach dem Apex zu verschmälert sich dieser Eindruck der gekammerten Schale ganz regelmäßig, um dann plötzlich mit einer ovalen Verbreiterung zu enden. Diese ovale Verbreiterung kann nur als Eindruck der eiförmigen Urkammer gedeutet werden, die dann derjenigen des *Belemniten phragmocons* oder von *Goniatites compressus* genau entsprechen würde, während bekanntlich bei den eng eingerollten Ammoniten diese Urkammer in der Regel durch Zusammendrückung etwas deformiert ist. Dass diese eiförmige Urkammer bei *N. Barrandei* verkalkt war, ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, da sie sonst auf die nächste verkalkte Windung schwerlich einen so regelmäßig ovalen Eindruck verursacht hätte. Da aber bei den älteren Nautiliden die dieser entsprechende Urkammer fehlt, so ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass sie erst im Laufe der Phylogenie Kalksalze zur Ausscheidung brachte und anfangs aus Konchyolin bestand, aus dem wohl auch die Urkammer der Orthoceren bestanden haben mochte."

Die Schlusssätze dieser Ausführung erscheinen wohl durch Pocta's Untersuchungen über die Anfangskammer bei *Orthoceras*

widerlegt. Auch bei *Orthoceras* ist die Anfangskammer kalkig, merklich breiter als die erste Luftkammer und von dieser meist durch eine deutliche Einschnürung getrennt. Pocta's Untersuchungen ergeben aber wesentlich verschiedene Verhältnisse für die brevikonen und longikonen *Orthoceras* und auch unter den letzteren (man vergleiche Pocta's Figuren 1—6) zeigen sich sehr bedeutende Unterschiede in Bezug auf Höhe und Breite sowie die meist sehr deutliche, zuweilen aber auch zurücktretende Einschnürung. Die „Gattung" *Orthoceras* Breyn ist eine ungemein große, sehr verschiedene Typen umfassende Cephalopodengruppe. Gleiches gilt von der „Gattung" *Nautilus*, die zweifellos polyphyletischen Ursprunges ist, wie neuerdings erst v. Mojsisovics hervorhob, indem er die triadischen *Nautili* in vier Familien (*Clydonautilidae, Syringonautilidae, Gryponautilidae* und *Temnocheilidae*) mit zahlreichen Gattungen schied [12]. Es ist also von Haus aus anzunehmen, dass auch die verschiedenen *Nautilidae* gerade so wie die *Orthoceratidae* verschieden gestaltete, aber wohl insgesamt kalkige Embryonalkammern besaßen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen der Embryonalkammer von *Orthoceras* und *Nautilus* einer-, *Goniatites, Ammonites* und *Belemnites* andererseits wie es einst von Branco angenommen wurde, besteht thatsächlich nicht. Wahrscheinlich wird sich auch für die *Nautilidae* in ähnlicher Weise, wie Branco es für die *Ammonoidea* nachgewiesen hat [13], ergeben, dass die Gestaltung der Embryonalkammer hohen Wert für die Unterscheidung phylogenetischer Abteilungen besitzt.

Es ist also wohl zu erwarten, dass die Untersuchung der Anfangskammer der *Nautilidae* von neuem aufgenommen wird und ihre Ergebnisse möglicherweise mit Erfolg zur Aufhellung der Descendenzverhältnisse verwertet werden.

Unter den Untersuchungsresultaten Pocta's möchte ich aber eines noch mit wenigen Worten hervorheben. Es ist allerdings nur an wenigen Schälchen der Sipho oder vielmehr der Durchtritt desselben durch die ersten Scheidewände ersichtlich gewesen. Bei diesen aber zeigte sich stets, dass die der Embryonalkammer näher liegenden Duten beträchtlich weiter waren als die entfernteren. Eine von etwas schräger Lage des Schnittes herrührende Täuschung halte ich dabei um so mehr für ausgeschlossen, als wohl unsere Fig. 4 (Pocta's Fig. 8) einen schrägen Schnitt darstellt, welcher die erste und zweite Scheidewand nicht an der Stelle des Sipho trifft, während Fig. 3 (Pocta's Fig. 6) gewiss einen nahezu centralen Schnitt zur Ansicht bringt. Es scheint mir in dieser Wahrnehmung, dass bei den juvenilen *Orthoceras*-Gehäusen der Sipho der ersten Luftkammern weiter ist als bei den folgenden, ein Fingerzeig für die Annahme gelegen, dass wir als Ahnen aller *Orthoceras*-Formen solche mit sehr weitem Sipho voraussetzen

dürfen. Damit stimmt überein, dass die meisten geologisch älteren Formen sich durch das Vorhandensein eines weiten Sipho auszeichnen. **R. Hoernes.** [26]

Litteratur.

[1] J. Barrande: Système silurien du centre de la Bohême Vol. II. S. 1301—1505.
[2] Holm: Ueber die innere Organisation einiger silurischer Cephalopoden, Paläontologische Abhandlungen, herausgeg. von Dames u. Kayser, III. 1885
[3] K. A. v. Zittel: Grundzüge der Paläontologie 1895, S. 377.
[4] — Handbuch der Paläontologie, II. Abt., II. Bd., 1881—1885, S. 344 u. 345.
[5] O. Jäkel: Thesen über die Organisation der Cephalopoden. Zeitschrift d. Deutschen geologischen Gesellschaft. 54. Bd., 1902. — S. 7: Protokoll der Februarsitzung.
[6] J. M. Clarke: The Protoconch of *Orthoceras*, in American. Geologist, Vol. 12, 1893, S. 112.
[7] Ph. Pocta: Ueber die Anfangskammer der Gattung *Orthoceras* Breyn. Sitzungsber. d. königl. böhm. Gesellsch. der Wissenschaften in Prag 1902, Nr. 52, 6 S., mit einer Tafel.
[8] Diskussionen über O. Jäkel's Thesen in der Deutschen geologischen Gesellschaft. — Zeitschrift derselben, 54. Bd., II. Heft, 1902. — Sitzungsprotokolle, S. 75. — Fig. 2.
[9] W. Branco: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, II. Paläontographica Bd. XXVII, 1880 — S. 44—49.
[10] O. Jäkel in Diskussion über seine „Thesen". Zeitschr. d. Deutsch. geologischen Gesellschaft, 54. Bd. Sitzungsprotokolle — S. 77 u. 78 — Fig. 3.
[11] Hyatt: Phylogeny of an acquired Charakteristik. Proceed. Amer. Philos. Soc. Vol. XXXII, 1894, S. 546.
[12] E. v. Mojsisovics: Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. I. Bd. Supplement-Heft. — Abhandl. d. geologischen Reichsanstalt, Wien, VI. Bd., 1902, S. 202.
[13] W. Branco: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, I. Die Ammoniten. Paläontographica Bd. XXVI, 1879, S. 15—72.

Ueber den Antagonismus zwischen Hermaphroditismus und Differenzierung, sowie über einige, dieses Thema berührende Fragen.

Von Dr. J. Schapiro, Bern (Zool. Institut). Oktober 1902.

Als ich an meiner im vergangenen Jahre gedruckten Dissertation[1]) arbeitete, hatte ich Gelegenheit, mich in das Wesen des Hermaphroditismus einigermaßen zu vertiefen; hierbei fiel mir die Thatsache auf, dass der sich fast durch das ganze Tierreich ziehende Hermaphroditismus stets Rückbildung im Gefolge hat.

Da diese Thatsache, die mein damaliges eigentliches Thema nur streifte, von hohem biologischem Werte ist und meines Wissens bis jetzt noch von niemandem in ihrem Zusammenhange konstatiert wurde, geschweige denn eine wissenschaftliche Erklärung über die

1) Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus u. s. w. Biolog. Centralbl. Nr. 4 u. 5, 1902.

Ursache dieser Erscheinung gegeben worden ist, so habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, in dieser Schrift, an Hand von praktischen Beweisen, auch die Ursache dieser merkwürdigen Thatsache zu ergründen und zu erklären.

Ehe ich nun mit meinen theoretischen Ausführungen beginne, schicke ich die denselben als Basis dienenden Thatsachen voraus.

Coelenterata.

Klasse *Ctenophora.*

Die hermaphroditen Ctenophoren repräsentieren nach der Ansicht maßgebender Forscher, wie Richard Hertwig, Lang, Hatschek und Heider und Korschelt[1]) auf das „Wahrscheinlichste" einen selbständigen Stamm des Tierreiches, „welcher mit den *Cnidaria* nur an seiner Wurzel zusammenhängt und mit ihnen nur jene Ahnenformen gemeinsam hat, welche der Fortsetzung und Umwandlung in die Polypenformen vorhergingen." Unter der großen ausgestorbenen Ahnenreihe, welche die Lücke zwischen der „Cnidarienwurzel" und den Ctenophoren ausfüllen, waren sicherlich (unserer Auffassung gemäß) die nächsten Ahnen — wenn dieselben keine Hermaphroditen waren — der jetzigen hermaphroditen Ctenophoren höherstehend als letztere. Allerdings lässt sich dieses nicht direkt beweisen, aber für das Gegenteil, d. h. dass die nächsten Ctenophorenahnen niedriger als dieselben standen, oder wenigstens gleichstehend waren —, ist man auch den Beweis schuldig.

Immerhin sprechen die Ctenophoren zu Gunsten meiner Auffassung, indem sie „einen nach einseitiger Richtung selbständig ausgebildeten Seitenast des Stammbaumes repräsentieren, der wohl kaum zu einer direkten Weiterbildung höherer Tierformen die Grundlage abgab." Der Hermaphroditismus tritt hier also nicht bei entwickelungsfähigen Formen auf, sondern bei solchen, die den „Fortschritt" gerade nicht auf ihre Fahne geschrieben haben, und Nichtvorwärtsschreiten ist bekanntlich auch schon Rückschritt.

Vermalia[2]).

Coelhelminthen.

Klasse Chaetognaten.

Die Stellung der Chaetognaten im System wird von vielen maßgebenden Forschern mit derjenigen der Anneliden in Zusammenhang gebracht.

---

1) Heider und Korschelt, Lehrbuch d. vergl. Entwickelungsgesch. d. wirbellosen Tiere, Kap. Ctenophoren.

2) Auf die hermaphroditen Turbellarien gehe ich nicht näher ein, weil, wie bekannt, die Phylogenese derselben noch nicht so weit festgestellt ist, dass wir einen Vergleich zwischen ihnen und ihren nächsten „Ahnen" ziehen könnten, um zu ent-

O. Hertwig[1]) hat schon auf die Uebereinstimmung (auf Querschnitten) hingewiesen, die zwischen *Sagitta* und *Polygordius* bestehen. „Thatsächlich zeigt sich in dem Vorhandensein pariger, mit Epithel ausgekleideter Cölomsäcke eines dorsalen und ventralen Mesenteriums, sowie der vier in gefiederten Blättchen angeordneten Längsmuskelbänder, zu denen in einzelnen Fällen noch Andeutungen einer transversalen Muskulatur hinzukommen, eine bedeutsame Uebereinstimmung in der Tektonik beider Gruppen.“ „Die Geschlechtsorgane, vor allem die des männlichen Abschnittes, zeigen eine bedeutende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der Anneliden.“ Vergleichen wir nun die Chaetognaten mit den Anneliden, so werden wir keinen Augenblick zögern, erstere auf eine niederere Entwickelungsstufe zu stellen. Das bei den Anneliden entwickelte Bauchmark finden wir bei den Chaetognaten nur in ganz reduzierter Form, nur andeutungsweise, im ventralen Ganglion des Rumpfabschnittes. Außerdem haben die Anneliden eine Ringelung des Körpers, eine metamere Anordnung der Exkretionsorgane, des Nerven- und Blutgefäßsystems.

Anneliden.

Klasse Chaetopoden.

Bei den im allgemeinen hochstehenden Anneliden unterscheiden sich in der Klasse der Chaetopoden die hermaphroditen Oligochäten[2]) von ihren nahen marinen Verwandten, den Polychäten, durch die

---

scheiden, ob sie rückgebildet sind oder nicht. Ebenso unterlasse ich es, die Trematoden und Cestoden als direkten Beweis für den Zusammenhang zwischen Hermaphroditismus und Rückbildung anzuführen, weil wir für die Rückbildung bei diesen Tieren eine andere Ursache als den Hermaphroditismus angeben können.

Die hermaphroditen Trematoden und Cestoden werden bekanntlich von turbellarienähnlichen Plathelminten hergeleitet. Und zeigen dieselben (Trematoden und Cestoden) eine entschiedene Rückbildung. Zunächst fehlt ihnen das Flimmerepithel der Turbellarien. Auch zeigen die Trematoden einen viel schwächeren Grad der Entwickelung des Nervensystems, auch der Darm ist meist zu einem „Gabeldarm“ vereinfacht worden. Einen noch viel höheren Grad der Rückbildung haben die Cestoden aufzuweisen. Bei diesen sind außerdem noch der ganze Darmkanal nebst Schlund und Mundöffnung verloren gegangen. Die Ernährung erfolgt bekanntlich durch Endosmose, durch Aufnahme flüssiger Nahrung aus den Gewebesäften oder aus dem Darmkanal ihres Wirtes. Da dieselben (Trematoden und Cestoden) Parasiten sind, so wird gewöhnlich — auch mit gewisser Berechtigung —, ihre Rückbildung auf den Parasitismus zurückgeleitet. Und wenn wir auch ohne Vorbehalt die rückbildende Wirkung des letzteren zugeben, so ist allerdings damit noch nicht bewiesen, dass im vorliegenden Falle nicht auch der Hermaphroditismus bei der Rückbildung eine Rolle spielt. Jedenfalls ist es von Wichtigkeit, die Thatsache zu konstatieren: Nicht bei fortgeschrittenen Trematoden und Cestoden — wenn sie das wären —, sondern bei rückgebildeten Trematoden und Cestoden giebt es einen Hermaphroditismus.

1) Heider u. Korschelt, Entwickelungsgesch. S. 247.

2) Dieselben sind alle Hermaphroditen.

rudimentären oder fehlenden Augen, durch das Fehlen der Palpen, Cirren, Tentakeln und Kiemen und durch den Mangel der Parapodien: sie sind also bedeutend niedriger organisiert als ihre gonochoristischen, marinen „Ahnen" und haben denselben gegenüber eine bedeutende Rückbildung zu verzeichnen.

Klasse der Hirudineen.

Einen viel stärkeren Grad der Rückbildung hat die Klasse der Hirudineen erlitten. — Diese sind bekanntlich in ihrer Gesamtheit Hermaphroditen. — Zu dem Mangel der Borsten, Parapodien, Cirren und Kiemen kommt noch die Reduzierung der Leibeshöhle hinzu, die durch Parenchymwucherung eingeengt wurde und in Kommunikation zu den Blutgefäßen getreten ist. Der das Bauchmark umschließende Sinus, auch die Seitengefäße sind Reste des Cöloms.

Klasse der *Prosopygier.*

Die hermaphroditen Bryozoen sind im Vergleich zu den anderen Prosopygiern — Brachiopoden und Sipunkularien — von ziemlich niedriger Organisation. Ganz abgesehen von der Bryozoenordnung der Entoprocten, der auch eine Leibeshöhle fehlt, mangelt auch der höherstehenden Ektoproctenordnung das hochwichtige Blutgefäßsystem. Ja bei der letztgenannten (Ektoproctenordnung) weist die Unterordnung Gymnolaemata (Lophopoden) auch hinsichtlich der Leibeshöhlenverhältnisse eine Rückbildung und Einbuße auf, „indem daselbst die Auskleidung der Leibeshöhle nicht mehr die Form eines Epithels zeigt, während bindegewebige Stränge des sogenannten Funikulargewebes die Leibeshöhle durchsetzen[1])."

Holothurien.

Unter den Holothurien sind es die Apoden (Molpadiden und Synaptiden) — meistens Hermaphroditen —, die sich durch Rückbildung auszeichnen. Eine Bauchfläche kommt bei denselben niemals zur Ausbildung. Die Füßchen sind durch Rückbildung verloren gegangen. Hinzuzufügen sei noch, dass unter den Apoden die Molpadiden im Verhältnis zu ihren Dendrochiroten-Ahnen[2]) außer den oben angeführten noch folgende Rückbildungen zu verzeichnen haben: 1. einfache, sehr schlauchförmige Fühler, 2. der Steinkanal ist stets einfach im Gegensatz zu den Dendrochiroten, die mit baumförmigen, meist stark verzweigten Mundfühlern versehen sind, und einem oft mehrfachen Steinkanal. Was nun die Synaptiden betrifft, so haben dieselben allerdings in mancher Beziehung sozusagen eine einseitige Entwickelung und Speziali-

---

1) Heider u. Korschelt, Entwickelungsgesch. d. wirbellos. Tiere, S. 1250.
2) Häckel, Syst. Phylog. S. 439—41, Bd. II.

sierung, nämlich darin, dass die Zahl der Steinkanäle häufig bedeutend vermehrt ist, ebenso wie die Zahl der Platten im Kalkring; man muss jedoch zugeben, dass die nicht zur Ausbildung gelangte Bauchfläche, das Verschwinden der Füßchen, das nur vorübergehende (in der Jugend) Auftreten der fünf Hauptkanäle, die späterhin rückgebildet werden, und nicht zu allerletzt der Verlust der Wasserlungen, — dieses alles den Synaptiden den Stempel einer markanten Rückbildung aufdrücken.

Mollusken.

Die hermaphroditen Solenogastres (Aplacophoren) sind im Verhältnis zu den hypothetischen Promollusken und den, letzteren am nächsten stehenden Placophoren bedeutend rückgebildet. Mantel und Fuß sind rückgebildet, ebenso ist die Kieme bedeutend reduziert. Meistens ist die Schale verloren gegangen. Die beiden Vorkammern des Herzens, von welchem oberhalb des Enddarms und des Perikards nur noch ein Rudiment der Kammer vorhanden ist, sind ebenfalls verloren gegangen.

Gastropoda.

Klasse *Opistobranchia.*

(Hermaphroditisch.)

Das sehr maßgebende Herz ist rückgebildet. Nur Herz- und Herzvorkammer.

Schale und Mantel sind meist rudimentär oder fehlen ganz.

Klasse *Pulmonata.*

Herz mit einer Vorkammer und Kammer.

Der Pallealkomplex ist in einem Antimer vollkommen rückgebildet.

Die beiden (*Opistobranchia* und *Pulmonatu*) sind also im Verhältnis zu ihrer hypothetischen[1]) Stammform — Urschnecken (Procochliden) — sehr rückgebildet.

Arthropoda.

Unter den Arthropoden — der formenreichsten Hauptgruppe des Tierreiches und zugleich der höchstentwickelten Gruppe der Wirbellosen — finden sich[2]) nur sehr wenige Hermaphroditen.

Entomostraken *(Crustacea).*

Bei den Entomostraken sind es vor allem die Cirripedien, welche Hermaphroditen und rückgebildet sind. Statt einer wei-

1) Häckel, System. Phylog. S. 552.

2) Mit meiner Auffassung über die Beziehungen zwischen Rückbildung und Hermaphroditismus übereinstimmend.

teren Erörterung über ihre Verwandtschaft und Abstammung[1]) — ob dieselben von der Copepodenlegion oder von einer Urphyllopodenform abzuleiten sind — und einen Vergleich betreffs ihrer Rückbildung anzustellen, wähle ich den in diesem Falle sichersten Weg, nämlich den Vergleich im Bau der Organe des ausgewachsenen Tieres zu seinem Metamorphosenstadium. Den niedrigsten Grad der Rückbildung der erwachsenen Cirrepeden haben die Lepadarien aufzuweisen.

Das zweite Antennenpaar wird abgeworfen. Das Abdomen verkümmert. Wichtige Kopforgane, wie die Augen, werden rückgebildet. Zum Schlusse sei noch hervorgehoben, dass das Herz hier völlig rückgebildet ist.

Einen größeren Grad der Rückbildung haben die Alcippiden[2]), indem sie von den sechs Thorax-Beinpaaren, die bei den Lepadarien auch noch im erwachsenen Zustande erhalten geblieben sind, drei Paar verloren haben und so dem erwachsenen Tiere nur noch drei Paar geblieben sind. Den stärksten Grad[3]) haben die Rhizocephalen erreicht. Dem erwachsenen Tiere sind außer den sämtlichen Gliedmaßen auch Thorax, Abdomen, Darmkanal und Sinnesorgane verloren gegangen. In dem übrig gebliebenen, sackförmigen Kopf befinden sich fast nur die hermaphroditen Gonaden.

Klasse Arachnoiden *(Tracheata)*.

In der Klasse der Arachnoiden sind es die Tardigraden, welche zwittrig sind. Dieselben sind kleine, einfach gebaute, reduzierte Tiere. Von ihrer Zusammengehörigkeit mit den Arachnoiden sind nur die acht Extremitätenstummel als verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit übrig geblieben, während das Blutgefäßsystem, Tracheen und die Malpighi'schen Gefäße — beide letztere typische Merkmale der Arachnoiden — fehlen. Sie sind also höchst rückgebildet. Und wenn wir auch mit Häckel[4]) annehmen wollten, dass die Arctisconien verkümmerte „Chaetopoden sind, welche gleich den ähnlichen Myzostomien Blutgefäße und Nephridien verloren haben," nun, so ist doch auch ihre Degeneration außer Zweifel.

Tunicaten.

Die Tunicaten sind bekanntlich zwittrig. Ihre Gruppe wird jetzt von den maßgebendsten Autoren — so Häckel[5]), Heider

1) Heider u. Korschelt, Entwickelungsgesch. u. s. w. S. 500 u. w.

2) Den höheren Rückbildungsgrad derselben wird wohl auch ihr Parasitismus mit bewirkt haben.

3) Den höheren Rückbildungsgrad derselben wird wohl auch ihr Parasitismus mit bewirkt haben.

4) Häckel, Syst. Phylog. Bd. II S. 642.

5) Häckel, Syst. Phylog. Bd. III S. 34, Bd. II S. 328.

und Korschelt[1]) und vielen anderen — mit den Wirbeltiergruppen unter den gemeinsamen Stamm der Chordonier vereinigt und von einer gemeinsamen Stammform hergeleitet. Eine ziemlich genaue Rekonstruktion der letzteren wäre zur Zeit noch verfrüht. Soviel jedoch lässt sich schon jetzt über den ursprünglichen Chordonierorganismus sagen, dieselben hatten unter anderem[2]): ein dorsales Medularrohr, darunter über dem ventralen Darmrohr die Chorda, zu beiden Seiten derselben ein Paar Cölomtaschen, dazu kommen noch die Kiemenspalten und Segmentierung. Demgegenüber zeigen die Tunicaten eine auffallende Rückbildung.

Klasse Appendicularien.

Bei den kleinen pelagischen Appendicularien ist die Segmentierung bis auf kleine Spuren in der Schwanzregion verschwunden. In erster Linie wollen wir aber den Verlust des Cöloms hervorheben. Zu erwähnen sei noch[3]) „die partielle oder totale Rückbildung des Blutgefäßsystems“ derselben.

Eine noch viel größere Rückbildung zeigen die Ascidien. Die Ascidienlarve deutet auf eine frühere, sehr hochstehende Organisation dieser Ordnung. Wir finden bei derselben ein dorsales aus Hirn und Rückenmark, durch ektodermale Einfaltung wie bei den Wirbeltieren bestehendes Nervensystem, ebenso eine entodermale, zwischen Nervenrohr und Darm eingeschaltete Chorda dorsalis. Dass die Ascidien, wie die Tunicaten überhaupt, auch „ursprünglich ebenso echte Coelomarier, wie die nächstverwandten Vertebraten und wie die gemeinsamen Ahnen beider Stämme, die Frontonier“ sind, braucht nicht betont zu werden. Auch zeigt die segmentierte Schwanzregion auf eine frühere Segmentierung der Ascidienahnen. Vergleichen wir nun damit die Organisationshöhe der fertigen Ascidie, so müssen wir zugeben, dass eine kolossale Rückbildung bei letzterer eingetreten ist. Der Ruderschwanz samt Chorda ist verloren gegangen. Das hochdifferenzierte Nervensystem — Rückenmark und Hirn — hat sich bis auf ein Ganglion reduziert. Cölom ist geschwunden, von Segmentierung keine Spur.

Salpen.

Bei den Salpen hat bekanntlich[4]) die Verwachsung des Embryo mit dem Muttertiere den Entwickelungsgang modifiziert und cänogenetisch verkürzt; und die embryonalen Verhältnisse derselben liegen daher nicht so klar wie bei den Ascidien. Immerhin wissen

1) Entwickelungsgesch. d. wirbellos. Tiere S. 1420.
2) Heider u. Korschelt.
3) Häckel, Syst. Phylog. Bd. II S. 341.
4) Heider u. Korschelt, Entwickelungsgesch. S. 1418.

wir, dass der Salpenembryo[1]) noch am Hinterende das kolbenförmige Rudiment des Ruderschwanzes (nebst Chorda) als Erbstück von den Copelatenahnen" besitzt. „Später wird dieser „Eläoblast" rückgebildet;" so genügt es, wenn wir, statt anderer, diese bedeutende Rückbildung der Salpen hervorheben.

Wirbeltiere.

Bei den Wirbeltieren finden wir, ihrer höchsten Entwickelung entsprechend, nur sehr selten den Hermaphroditismus.

Cyclostomen.

Unter den beiden Ordnungen der Cyclostomenklasse ist die hermaphroditische Myxinoidenordnung degeneriert und niederer stehend als die Petromyzonten. Die Wirbelsäule bleibt stets auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe als bei letzteren. Knorpelelemente, welche Wirbelkörpern, Bogenrudimenten und Dornfortsätzen entsprechen, treten hauptsächlich nur bei den Petromyzonten auf. Die Augen sind bei den Myxinoiden ganz rudimentär. Linse, Sclera und Chorioidea fehlen. Während das Gehörorgan der Petromyzonten zwei Ringkanäle enthält, besitzen die Myxinoiden nur einen u. a. m.[2]).

Aus den hier von mir zu Tage geförderten Thatsachen, die sich auf das gesamte Tierreich — wo nur der Hermaphroditismus auftritt — erstrecken, geht deutlich hervor, dass Hermaphroditismus und Rückbildung in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnisse zueinander stehen und eine gewisse Wechselwirkung zwischen ihnen existiert. Die oben angegebenen Thatsachen lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es für die Organisationshöhe eines Organismus von hoher Bedeutung ist, ob derselbe entweder nur männliche oder nur weibliche oder beides, männliche und weibliche Geschlechtsstoffe produziert, so dass, wenn letzteres der Fall ist, auch eine Reduktion in der Organisationshöhe zu konstatieren ist. — Es drängt sich uns nun die Frage auf: „Warum?," was für eine Bewandtnis hat es mit dem Zusammenhang von Hermaphroditismus und Rückbildung? Eine Untersuchung dieses verwickelten Gegenstandes verdient umsomehr in Angriff genommen zu werden, als die Grenzen derselben nicht abgesteckt sind und der Gedankengang bei einer Erörterung dieser komplizierten Frage — wenn sie in ihrer Allgemeinheit erfasst wird —, zu Streifzügen auf verschiedene, interessante biologische Gebiete verleitet. Ehe ich jedoch die

1) Häckel, Syst. Phylog. Bd. II S. 347.

2) Da die Myxinoiden außerdem noch parasitisch sind, so könnte man allerdings ihre Rückbildung einfach auf den Parasitismus zurückführen. Gleichviel ersehen wir daraus, dass der Hermaphroditismus nicht mit Fortschritt Hand in Hand geht, sondern mit Rückschritt.

eigentliche, uns hier beschäftigende Frage in Angriff nehme, halte ich es für zweckmäßig, noch folgendes ins Bereich meiner Betrachtung zu ziehen.

Das Gesetz der Kompensation des Wachstums (Ausgleichung) wurde bekanntlich schon von Geoffroy St. Hilaire[1]) — in dichterischer Ahnung auch von Goethe[2]) — aufgestellt. Dasselbe sagt aus, „dass, wenn viel organische Substanz zum Aufbau irgend eines Teiles verwandt wird, anderen Teilen die Nahrung entzogen wird und sie damit reduziert werden." — Dass keinem Teile im Organismus etwas zugelegt werden könnte, ohne dass, um in der Oekonomie das Gleichgewicht zu erhalten, einem anderen dadurch irgend etwas abgezogen werde. Höchstwahrscheinlich durch diesen Gedanken angeregt, hat nun Herbert Spencer[3]) auf den Gegensatz, der zwischen Fortpflanzung und Individuation besteht, bedeutungsvoll hingewiesen.

„Individuation," d. h. ein höherer Grad der individuellen Entwickelung, z. B. ein höherer Grad der Vervollkommnung des Baues oder in der Größe u. s. w. schließt in sich einen niedrigeren Grad der Fortpflanzungsfunktion ein, und umgekehrt bewirkt ein gesteigerter Grad der Fortpflanzung einen Niedergang in der Individuation."

„Jedes neue Individuum, mag es als Keim oder in einer noch höher entwickelten Form sich ablösen, stellt einen Abzug von der Masse eines oder zweier vorher existierender Individuen dar. Welche Nährstoffe immer neben dem Keime aufgehäuft werden mögen, wenn derselbe in Gestalt eines Eies abgegeben wird, so hat damit doch der Erzeuger ebensoviel Nährstoff verloren.

Kein Tropfen Blut kann vom Fötus absorbiert und kein Schluck Milch von dem Jungen nach seiner Geburt getrunken werden, ohne dass der Mutter dadurch gewebebildende und kraftentwickelnde Materialien in äquivalenter Menge entzogen werden. Und alle späteren Hilfeleistungen, welche der Nachkommenschaft zu gute kommen, wenn sie aufgezogen wird, bedingen für den einen oder für beide Erzeuger ebensoviel Verlust in Form von Anstrengung, welcher sich nicht durch entsprechende Einnahme in Gestalt assimilierter Nahrung bezahlt macht."

Umgekehrt bewirkt eine Progression, sei es in Differenzierung des Baues oder in Größe, eine Herabsetzung der Fortpflanzung, denn die Kraft, d. h. der Verbrauch von verdauter und absorbierter Nahrung, die zur Bildung neuer Organismen nötig ist, wird in

1) Darwin, Variieren d. Arten, S. 389.
2) Goethe, Bildung und Umbildung organ. Naturen, S. 606.
3) Spencer, Prinzipien der Biologie, Bd. II übersetzt von Vetter. Kap. 324. Stuttgart 1877.

diesem Falle zu den Baustoffen der Organisationshöhe und Größe verwendet.

Spencer führt auch einige, wenn auch in ganz allgemeiner Form gehaltene Beispiele hierfür an: So haben z. B. die Rädertierchen bei geringer Körpergröße und Differenzierung eine außerordentliche geschlechtliche Vermehrung aufzuweisen. Nehmen wir hingegen die höheren Säugetiere, so finden wir hier eine sehr geringe Vermehrung.

Zur Ergänzung der in etwas zu allgemeinen Zügen von Spencer gegebenen Darstellung will ich hier noch einfügen, dass dieser Antagonismus meiner Meinung nach sich in zweifacher Form zeigt: als „Konkurrenz“ und, wenn ich mich so ausdrücken darf — als „Parasitismus“.

Unter „Konkurrenzform“ verstehe ich folgendes: Wenn die Geschlechtsfunktion sich in einem Zustande außerordentlicher Thätigkeit befindet, so beansprucht sie dann einen höheren Ernährungsgrad. Letzteres hat nun zur Folge, dass das von außen her dem Organismus zugeführte, bestimmte Nahrungsmaterial, welches zur gleichmäßigen Verteilung unter alle seine Organe gelangen sollte, denselben bis zu einem gewissen Grade entzogen wird und sie dementsprechend unausgebildet bleiben. (Das obenerwähnte Beispiel der Rädertiere mag hier als Erläuterung dienen.) Das Geschlechtsorgan tritt also hier in Konkurrenzbewerb mit den anderen Organen um das eingeführte Nährmaterial.

Was nun die zweite Form, die „Parasitismusform“ des Antagonismus betrifft, so glaube ich, dieselbe wird am besten an den Geschlechtsreifeerscheinungen des Rheinlachses illustriert. Bekanntlich erlangen die aus dem Meere den Rhein hinaufwandernden Lachse ihre völlige Geschlechtsreife erst im Rheine, wo sie auch ihr Laichgeschäft vollziehen. Nun findet während dieser Zeit eine auffällige Veränderung im ganzen Organismus[1]) statt.

Ganz abgesehen von der Verschiedenheit der Beschaffenheit des ganzen Aeußeren, wie z. B. in der Farbe u. s. w., zeigt sich hauptsächlich ein großer Gegensatz zwischen der Reifeentwickelung der Geschlechtsorgane und des übrigen Körpers. So findet z. B. beim Laichweibchen, bei welchem die Eierstöcke während dieser Zeit einen vollen vierten Teil[2]) des gesamten Körpergewichtes betragen (beim Winterweibchen betragen dieselben nur 0,4 % des Körpergewichtes), eine kolossale Abmagerung des Körpers, hauptsächlich im Rückenteile, statt, dasselbe trifft im großen Ganzen auch beim Männchen zu, wenn auch in einem klein wenig geringeren Maße. Das Interessanteste und Bedeutendste an der

1) Miescher, Stat. u. biolog. Beiträge zur Kenntnis d. Rheinlachses im Rhein ersch. Internat. Fischereiausstellung, Berlin 1880 (Schweiz) Leipzig.

2) Miescher, S. 163.

Sache ist nun folgendes. Miescher (S. 164) und andere haben durch sorgfältige Untersuchungen festgestellt: „Der Rheinlachs nimmt vom Aufsteigen aus dem Meere, bis er verlaicht hat, niemals Nahrung zu sich.“ Die Geschlechtsorgane reifen also hier nicht dadurch, dass dieselben von der Nahrungseinfuhr eine größere Portion Nährstoffe absorbieren, sondern dadurch, dass sie sich direkt von den anderen Körperteilen ernähren. (In Betracht kommt hier hauptsächlich der Seitenrumpfmuskel. Bei der Geschlechtsreife übertrifft der ungefähre Verlust des Rumpfmuskels an Baustoffen bei weitem den Verbrauch an Eiweißsubstanz beim Aufbau des Eierstockes.)[1]) Der Antagonismus zwischen Individuation und Fortpflanzung tritt also hier nicht in der Form von Konkurrenz auf, sondern trägt sozusagen den Charakter von Parasitismus. Trotz dieser verschiedenen (Konkurrenz und parasitischen) Formen des Antagonismus zwischen Individuation und Fortpflanzung, sind dieselben ihrem Wesen nach doch nicht verschieden; in beiden Fällen handelt es sich um Entziehung von Nährstoffen. Und glaube ich daher, dass der Ausdruck Nahrungs-Autogonismus als Definition für diesen Antagonismus mit seinen beiden Attributen am besten passt. Außer dem eben erörterten Antagonismus, bei dem der Schwerpunkt in den Nahrungsstoffen liegt, giebt es aber noch einen anderen Antagonismus, der mit „Oekonomie-Nährstoffen“ nichts zu thun hat und von letzteren ganz unabhängig ist. Ich will denselben definieren, 1. als den durch die Individuation hervorgerufenen Antagonismus zwischen der gesamten Individuationssumme und den einzelnen Teilen oder Individuationszellen derselben, 2. als den durch die Individuation herbeigeführten Antagonismus zwischen den Fortpflanzungszellen und den Individuationszellen.

Meines Wissens ist auf diese Art Antagonismus noch von niemandem hingewiesen worden — jedenfalls nicht so ausgesprochen und nicht in diesen Betrachtungskreis gezogen —, dass es zu Betrachtungen, wie die folgenden von mir angestellten, Anregung gab, nichtsdestoweniger bin ich überzeugt, dass derselbe (der Antagonismus) hochbedeutungsvoll ist und dass seine eingehende Begründung für so manche biologische Probleme höchst wertvoll wäre. In folgendem will ich ihn nun zu begründen und zu erläutern versuchen.

Bereits in meiner Arbeit: Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus[2]) u. s. w., stellte ich den Satz auf, in dem ich hervorhob: „Dass je höher ein Individuum steht, somit also auch seine Geschlechtszellen im Werte steigen (weil sie doch seine gesamten Eigenschaften in sich tragen müssen), desto

1) Miescher, S. 183.
2) Biolog. Centralbl. Nr. 4—5, 1902.

einseitiger, reduzierter, im Vergleich zu den Geschlechtszellen nur rudimentär, sind die somatischen Zellen. Daher müssen sie in gegebener Zeit ihren Platz räumen. D. i. „Tod“, weil wir uns doch „Leben“ nur als ein „Ganzes“ von ewiger Dauer denken können, während die somatischen Zellen nur einen Bruchteil der Lebenserscheinungen des Ganzen in sich erfüllen.“ Die logische Quintessenz dieses Satzes ist: die Individuation verteilt ihre Güter zwischen den beiden Zellarten ungleich.

Je höher die Organisation, je höher die Gesamtindividuationssumme ist (ihre somatischen Zellen daher einen kleineren, nichtigeren Bruchteil des Gesamtlebens darstellen) — desto verminderter müssen Lebens- und Existenzfähigkeit der spezialisierten oder Individuationszellen sein. Die Geschlechtszellen hingegen gehen mit der Organisationshöhe des Individuums Hand in Hand. In demselben Maße, in welchem der Organisationsgrad des Individuums steigt, steigt auch ihm parallel die Organisationshöhe der, dieses höher organisierte Individuum erzeugenden Geschlechtzelle. Wir sehen also einen Antagonismus zwischen der gesamten Individuation und den einzelnen Teilen der Individuation — oder der Summe. Ebenso sehen wir hier auch einen Antagonismus zwischen der — wenn ich mich so ausdrücken darf — gesamten „potentiellen“ Individuation, d. h. zwischen den Geschlechtszellen[1]) und den Individuationszellen. Kurz ausgedrückt, eine höhere Organisation, der sich gegenseitig bedingenden[2]) „aktuellen“ und „potentiellen“ Individuation, bedingt einen niedereren Grad der Lebensthätigkeit und Fähigkeit der sie zusammensetzenden Teile. Nach der vorangeschickten Erörterung unterliegt es nun keinem Zweifel mehr, dass der Differenzierung das größte, nicht zu überwindende Hemmnis im Wege liegt, und zwar kommt es nicht von außen her, sondern, was noch viel mehr bedeutet, von innen heraus, vom Wesen und von der Beschaffenheit der Differenzierung selbst, indem die durch letztere neuentstandenen Differenzierungs- oder Individuationszellen — (und zwar eben, weil sie durch erstere [Differenzierung] gebildet sind) — nun weniger lebensfähig sind.

Angesichts dieser eben vorangegangenen Erwägung drängt sich uns die große Frage unwillkürlich auf: Wie wurde diese hohe Differenzierung, der wir in der ganzen Organismenwelt begegnen, überhaupt möglich? Es scheint vielleicht etwas gewagt, ich bin jedoch überzeugt, dass wir allein diesen Weg einschlagen müssen,

1) Die Geschlechtszellen enthalten doch jedenfalls wenigstens potentiell die aktuelle oder sichtbare Individuation des höher organisierten Organismus.

2) Wenn wir die Geschlechtszelle als potentielle Individuation bezeichnen, dann können wir natürlich für das ganze Individuum den Ausdruck „aktuelle Individuation“ gebrauchen.

wollen wir ans Ziel gelangen, eine befriedigende Lösung dieses Rätsels zu geben.

Meiner Ueberzeugung nach ist die Differenzierung durch die Amphimixis möglich geworden. Ja, wir sehen uns sogar zu der Annahme genötigt, dass der wirkliche Zweck der Amphimixis[1]) ihre eigentliche und tiefe Bedeutung — weshalb sie in so großer Verbreitung in der Organismenwelt auftritt[2]), und was für einen Sinn dieses hat? ist die, die Differenzierung überhaupt zu ermöglichen.

Unter Amphimixis verstehen wir bekanntlich seit Weismann[3]) „die Vermischung der Vererbungssubstanzen zweier Individuen".

Diese „Vermischung" findet bekanntlich in zweifacher Weise statt; bei den Metazoen in Form von „Befruchtung", bei den Protozoen in Form von „Konjugation". Der Uebersichtlichkeit halber will ich mit der Befruchtung der Metazoen beginnen. Die Kernteilung nach der Befruchtung wird dadurch hervorgerufen, dass sich zwei „Halbkerne" zu einem ganzen Kerne vereinigen. Die Kopulation der männlichen und weiblichen Kernsubstanzen hat also dem Kerne seine Normalgröße[4]), und somit auch die zur embryonalen Entwicke-

1) Der besseren Uebersicht halber gebrauche ich vorläufig das Wort „Amphimixis", im Laufe unserer Diskussion wird es sich jedoch zeigen, dass nach mir der Schwerpunkt nicht in der Amphimixis selbst, sondern in der Spezialisierung der Keimzelle liegt.

2) Ich muss hier bemerken, dass ich mit diesem Satze nicht etwa sagen wollte, die Natur hat die Amphimixis „absichtlich" eingeführt, um Differenzierung zu ermöglichen. Sondern ich betone, dass mir die Annahme einer „absichtlichen" Zweckmäßigkeit in der Natur ganz fern liegt. Die richtige Interpretation meiner Worte ist vielmehr die: die Selektion hielt die „absichtslos" auftretende Amphimixis deshalb fest und hat deshalb der Amphimixis zu solch einer großen Verbreitung in der Organismenwelt verholfen, weil durch dieselbe (Amphimixis) die Differenzierung, welche im höchsten Grade nützlich ist, ermöglicht wurde.

3) Weismann, S. 773, Aufsätze.

4) Um das, was ich erläutern wollte, besser zu illustrieren, habe ich diese Darstellungsweise über das Wesen der Befruchtung gewählt. Es ist mir nicht unbekannt, dass eine Embryonalentwickelung auch ohne die „Normalgröße" des Kerns vor sich gehen kann. Wir wissen jetzt z. B., dass ein künstlich kernlos gemachtes Seeigelei doch durch den Spermakern allein zur Entwickelung kommen hann. Danach möchte man vielleicht sagen, dass für die Befruchtung die Masse der Kernsubstanz gleichgültig sei. Gleichviel müssen wir es zugeben, dass jede einzelne Keimzelle (männliche wie weibliche) für sich kein ganzes (potentielles) Leben ist. Die Spermazelle muss eben, damit sie eine embryonale Entwickelung hervorbringe, in eine andere Art von Geschlechtszelle umgewandelt werden. Wie ich glaube, wird man doch zugeben müssen, dass das Verhältnis des Zellprotoplasmas zu dem Kern nicht etwa so aufzufassen sei, als wäre ersteres gewissermaßen nur der Nährboden des Kerns, auf dem derselbe sich gut entfalten kann, sondern vielmehr ist die gesamte Zelle (Zellplasma wie Zellkern) als ein Ganzes aufzufassen — trotzdem dieselbe auch noch nicht die letzte Lebenseinheit darstellt —, das verschiedene Eigenschaften besitzt, die sogar lokalisiert sind. (Sagen wir: die Befruchtung,

lung nötige Kernsubstanz gegeben. Die Geschlechtszellen eines Individuums besitzen also faktisch sozusagen auch nur einen Bruchteil (halbes) der „Lebensanlage“ eines Gesamtindividuums. Keine einzige Zelle im Organismus, sei es Geschlechtszelle oder Körperzelle, besitzt also ein ganzes Leben oder wenigstens die Anlage zu einem solchen. Die qualitative Differenz zwischen Geschlechts- und Körperzellen ist, wenn noch immer bedeutend groß (die Geschlechtszelle hat doch das Material — und mag es auch nur die Hälfte sein —, aus welchem ein Organismus entsteht), doch bei weitem nicht so groß, als wenn die Geschlechtszelle ein ganzes „potentielles“ Leben besäße, d. h. als würde sie ohne Kopulation ein Leben bilden können. Kurz ausgedrückt: durch die Reduzierung der Geschlechtszelle auf ein „halbes“ Leben und die dadurch notwendig gewordene Amphimixis[1]) ist das Gesamtleben des Individuums bedeutend kleiner geworden und bildet somit die körperliche „Individuationszelle“ einen größeren Bruchteil des Gesamtlebens; folglich ist dieselbe lebenskräftiger und fähiger geworden.

Zur Erläuterung des soeben Gesagten, sowie auch zum besseren Verständnis des von mir hervorgehobenen Antagonismus (siehe S. 380 u. w.) will ich folgendes bemerken: Jeder Organismus besitzt, wie ich schon früher angedeutet habe, ein doppeltes Leben, ein individuelles (aktuelles) und ein arterhaltendes (potentielles) Leben. Bei ersterem kommen hauptsächlich die Somazellen in Betracht (die Geschlechtszellen sind hier nur gleichwertig mit den Somazellen). Beim Artleben[2]) hingegen spielen nur die Geschlechtszellen eine Rolle, während die Körperzellen gar nicht mitzählen. Da in der Organismenwelt das Wesentlichste die Arterhaltung ist, so wird auch beim einzelnen Lebewesen das Art- oder potentielle Leben (Geschlechtszelle) die Hauptsache sein. Wenn wir das Gesamt-Doppelleben eines Individuums = 100 ansetzen, so können wir für das potentielle Leben mindestens 80% rechnen, den Rest nur für das individuelle. Des besseren Verständnisses wegen wollen wir annehmen, dass der Körper aus etwa 20 gleichwertigen Somazell-

---

also auch die Vererbung, ist hauptsächlich an die Kernsubstanz gebunden.) Diese „lokalisierten“ Eigenschaften stehen aber in inniger korrelativer Beziehung zum Ganzen; sodass, wenn das Ganze sein Gepräge ändert, auch die lokalisierten Charaktere sich ändern und umgekehrt. Ein entkerntes Seeigelei, in das ein Spermakern eindringt, stellt nun eine ganz neue Zellart dar, die verschieden ist von beiden (Ei und Sperma) reifen Geschlechtszellarten. Sozusagen eine dritte Geschlechtszellart. Diese dritte Geschlechtszellart müssen wir allerdings als ein ganzes potentielles) Leben auffassen. (Als dritte Geschlechtszellart müssen wir auch die „künstliche“ Parthenogenesis betrachten.)

1) Ohne Reduzierung der Geschlechtszelle (Kern) wäre Amphimixis unnötig, ja unmöglich.

2) Die Geschlechtszellen sind „Artleben“, weil in ihnen und durch sie die Art fortdauert.

arten besteht, sodass also jede Zellart $1\,^0/_0$ des Gesamtlebens ausmacht. — Nun aber ist durch die Reifeerscheinungen[1]) der Geschlechtszelle das potentielle Leben auf die Hälfte reduziert worden, also = 40. Das Gesamtleben beträgt somit anstatt 100 nur 60 (potentiell 40 + 20, aktuell = 60). Folglich bildet auch jede Zellart statt $1\,^0/_0$ — $1^2/_3\,^0/_0$. ($^{100}/_{60} = 1^2/_3\,^0/_0$[2]) des Gesamtlebens, d. h. einen größeren Teil desselben. Die Individuationszellen sind nun durch die Reduzierung des potentiellen Lebens lebenskräftiger geworden.

Es braucht nicht hervorgehoben zu werden, dass, wenn wir den ursprünglichen Wert der Geschlechtszelle schematisch auf 80 taxiert haben, durch ihre Spezialisierung — und die dadurch für sie notwendig gewordene Befruchtung — dieselbe nicht auf den Wert von $40\,^0/_0$, der Hälfte, sondern auf einen viel kleineren Wert reduziert worden ist. Wenn wir ein ganzes Gefäß halbieren, so hat doch jede Hälfte nicht den Wert eines halben Gefäßes — trotzdem wir es, wenn wir wollen, wieder zusammenkitten und in Funktion setzen können —, sondern einen verhältnismäßig kleinen Wert. Kurzum, durch die Reifeerscheinungen[3]) der Geschlechtszellen hat sich der Antagonismus zwischen letzteren und den Körperzellen viel, sehr viel verkleinert; die Körperzellen sind bei weitem in ihrem Wert gestiegen, sie repräsentieren einen viel größeren Teil des Gesamtlebens und sind folglich viel lebenskräftiger geworden[4]).

Was nun die Einzelligen betrifft, so glaube ich, dass, nachdem wir heute durch die Vorgänge bei Befruchtung und Konjugation wissen, dass der Organismus in seinem Wesen im Kern enthalten ist — wir mit Weismann[5]) sagen können: „Dem „Soma" der Metazoen entspricht der Zellkörper, dem „Keim" die Kernsubstanz."

---

1) Richtiger gesagt: durch die Spezialisierung der Geschlechtszellen in männliche und weibliche, sodass jede allein in normalem Zustande entwickelungsunfähig ist (s. auch Anmerkg. 4 S. 382).

2) Durch die Spezialisierung der Geschlechtszelle hat natürlich nur diese an ihrem Wert verloren, nicht aber die Somazellen.

3) Wir haben oben einen zweiten Antagonismus hervorgehoben, nämlich den zwischen „aktueller" Individuation und Individuationszelle- oder Zellart, welcher ebenso wie der Antagonismus zwischen „potentieller" Individuation und Individuationszelle auf die Differenzierung hemmend wirken muss. Nach der aber eben hier gegebenen Erläuterung ist es nun klar, dass, wenn auch der erste Antagonismus auf die Individuationszelle (Differenzierung) schon etwas hemmend wirkt (nach unserem Schema [S. 383] wird das Verhältnis zwischen „aktueller" Individuation und Individuationszelle = 20 : 1 sein), so haben wir doch deutlich gesehen, dass das Haupthemmnis doch in dem Antagonismus zwischen potentieller Gesamtindividuation (Geschlechtszelle) und Individuationszelle (80 : 1) liegt, was aber, wie oben im Text bemerkt ist, sich durch die Spezialisierung auf ein Minimum reduziert.

4) Der Einfachheit halber gehe ich auf den Makronukleus, der auch die Bedeutung von Soma hat, nicht ein.

5) Aufsätze, S. 787.

Die Konjugation in der befruchtungsähnlichen Form, d. h. eine Kernverschmelzung der konjugierenden Tiere, ist allerdings bis jetzt noch nicht bei allen Einzelligen beobachtet worden, wodurch natürlich noch nicht bewiesen ist, dass es bei ihnen keine giebt. Bei anderen Protozoen, vornehmlich bei den höheren Ciliaten u. s. w. ist sie aber mit Bestimmtheit festgestellt worden. Wählen wir nun unter den miteinander Konjugation eingehenden Ciliaten Paramäcium (caudatum) zur Erläuterung (die befruchtungsähnliche Konjugation bei demselben ist nämlich in weiteren Kreisen bekannt). Das Tier ist ziemlich ausgebildet, die Außenseite desselben ist zu einer Kutikula erhärtet, welche von den zur Fortbewegung und zum Herbeistrudeln der Nahrung dienenden Cilien bedeckt ist. Infolge dieser Kutikula, welche das Eindringen der Nahrung in die Körperteile verhindert, haben sich besondere Oeffnungen gebildet, zur Aufnahme und Abgabe von Stoffen: Ein Zellenmund und Zellenafter. Wir sehen also hier eine verhältnismäßig große Differenzierung des Somas (Mund, After, Kutikula, Cilien). Der von mir vorher (s. S. 379 ff.) hervorgehobene, doppelte Antagonismus: 1. der gesamten, aktuellen, körperlichen Individuation und der aktuellen Individuationszelle; 2. der gesamten potentiellen (Geschlechtszelle) Individuation und aktuellen Individuationszelle, gilt natürlich auch für die einzelligen Organismen. Nur werden wir anstatt „Individuationszelle" Individuation der „Teilzellkörper", d. h. der Organe des Zellkörpers der Einzelligen sagen müssen. Dass die einzelnen Organe des Paramäciums, z. B. der Mund u. a. mindestens den Wert einer Individuationszelle eines höheren Metazoons hat, ist nicht zu bezweifeln und muss von jedem einigermaßen wissenschaftlich Denkenden ohne weiteres zugegeben werden. Wir werden also bei den Einzelligen den Antagonismus folgendermaßen formulieren müssen: 1. Einen Antagonismus zwischen der gesamten aktuellen Individuation oder Organisation der Zelle und den „aktuellen" Individuationsteilen oder den einzelnen Organen des Zellkörpers (gleichbedeutend: ein Antagonismus der gesamten Zelle und gewisser Teile [der Organe] derselben). — 2. Ein Antagonismus der „potentiellen" Gesamtindividuation (= potentielles Leben) oder Organisation und den „aktuellen" Individuationsteilen oder Zellkörperorganen (gleichbedeutend: ein Antagonismus zwischen Zellkern und gewissen Teilen [die Organe] des Zellkörpers). Dass bei denselben trotz dieses Antagonismus eine ziemlich hohe Differenzierung ermöglicht wurde, ist nur dadurch zu erklären, dass durch die Erscheinung der Konjugation[1]) der Keimkern hier ebenso wie bei den Metazoen auf ein halbes Leben reduziert wurde; und da es bei den Einzelligen gleichwie bei den Mehr-

1) = Spezialisierung.

zelligen hauptsächlich darauf ankommt, dass die Erhaltung der Art gesichert ist, so ist es selbstverständlich, dass in dem gesamten „Doppelleben“ des einzelligen Organismus das potentielle Leben — Keimkern — das Wesentliche ist. Nun ist dieses potentielle Leben durch die Reduzierung des Keimkerns in seinem Werte auf ein Minimum gesunken, während die „aktuellen“ Individuationsteile oder die Organe des Zellkörpers durch die Reduzierung im Werte gestiegen sind. Der Autogonismus zwischen „Keim“ und „Soma“ hat sich also sehr verringert und so die Differenzierung ermöglicht.

Da ich diesen Gegenstand bei den Mehrzelligen schon eingehender behandelt habe, so glaube ich, es nicht wiederholen zu müssen und weise auf S. 382, besonders auf die Anmerkung Nr. 4 hin.

Aus allem diesem geht, wie ich glaube, deutlich hervor, dass der tiefere Sinn jeder Amphimixisform, Konjugation wie Befruchtung, darin liegt, das potentielle Leben auf ein Kleines zu setzen und so den Antagonismus zwischen „Ganz- und Teilleben“ auf ein Geringes herabzusetzen, wie es für das Zustandekommen aller Differenzierung — dem Urquell aller Entwickelung — unbedingt notwendig ist. Das ist meine Auffassung bei der Deutung der Amphimixis. Weismann hingegen schreibt bekanntlich der „Amphimixis“ eine andere Bedeutung zu. Mit seinem ungewöhnlichen Scharfsinn und seiner Konsequenz vertritt Weismann die Ansicht, dass die eigentliche Ursache des Vorhandenseins der Amphimixis — (in beiden Formen) — darauf beruhe, die Vielfältigkeit in der individuellen Färbung der Vererbungssubstanz herbeizuführen. Um die von Weismann zueinander in Beziehung gebrachte Amphimixis und Vielfältigkeit oder Variabilität besser begreifen zu können, muss folgendes vorangeschickt werden. Weismann verneint bekanntlich die Vererbung „somatogener“ Abänderungen. Die Veränderungen des Somas durch verschiedene Einflüsse, wie Gebrauch und Nichtgebrauch, werden nicht auf die folgende Generation vererbt, sie sind nur „vorübergehende“ „passante“ Charaktere. Das „Keimplasma“ wird nämlich nicht[1]) „in jedem Individuum wieder neu erzeugt, sondern leitet sich von dem vorhergehenden ab, so hängt seine Beschaffenheit, also vor allem seine Molekularstruktur nicht von dem Individuum ab, in dem es zufällig gerade liegt, sondern dies ist gewissermaßen nur der Nährboden, auf dessen Kosten es wächst, seine Struktur aber ist von vornherein gegeben.“

Es existiert also keine korrespondierende Beziehung zwischen Keim und Soma, ersterer bleibt von letzterem unbeeinflusst.

Wenn dem so ist, so drängt sich uns nun die schwerwiegende Frage auf, wie ward es möglich, dass z. B. Individuen ein- und

1) Aufsätze, S. 324.

derselben Art verschiedenartige Charaktere von erblicher Natur haben konnten, da alle Veränderungen, die durch äußere Einwirkungen am Individuum entstanden, doch nur vergänglicher Natur sind und mit dem Individuum gleichzeitig von der Bildfläche verschwinden?! Ueberhaupt wie können wir uns das Vorhandensein jener vielgestaltigen, hin- und herschwankenden, individuellen Variabilität erklären, der wir in der Organismenwelt begegnen, und die eine unbedingt notwendige Voraussetzung aller Selektionsprozesse ist, wenn wir von der Annahme ausgehen, dass der „Keim“ von „Soma“ ganz unbeeinflusst bleibt? — Obgleich Weismann[1]) selbst zugiebt, dass das Keimplasma nicht als „absolut“ indifferent den äußeren Einwirkungen gegenüber anzusehen ist, so glaubt er doch aus dem ungemein großen Beharrungsvermögen und der unbeirrten Zähigkeit der Vererbung behaupten zu müssen, dass diese Veränderlichkeit (des Keimplasmas) eine sehr geringe sein muss. „Sie könnte wohl die Quelle zu allmählichen Abänderungen aller Individuen einer Art werden, wenn dieselben lange Generationsfolgen hindurch von den gleichen verändernden Einflüssen getroffen werden, nicht aber die Quelle der stets hin- und herschwankenden, in tausend und abertausenden von Kombinationen wechselnden individuellen Abweichungen.“

(Schluss folgt.)

Franz von Wagner. Schmarotzer und Schmarotzertum in der Tierwelt.

Leipzig 1902. Sammlung Goeschen. Geb. 80 Pfg.

Das vorliegende Büchlein betrifft diejenigen Tiere, welche als Schmarotzer am Menschen und an Tieren leben. Es zerfällt in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Der erstere behandelt das Wesen des Schmarotzertums, die Formen desselben, den Einfluss auf die Organisation des Schmarotzers, das Verhältnis zu den Wirtstieren u. s. w. In dem speziellen Teile werden die wichtigsten Parasiten des Menschen beschrieben und abgebildet, nebst einigen Parasiten der Haustiere. Das Werkchen bietet das Wissenswerteste aus der Parasitenlehre in klarer und richtiger Darstellung; bei dem überaus niedrigen Preis kann es weite Verbreitung finden.

H. E. Ziegler (Jena). [40]

Schröder, Chr.: Die Variabilität der Adalia bipunctata L. (Col.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenztheorie.

Allg. Zeitschr. f. Entomologie (Neudamm), VI, 1901, p. 355—360, 371—377, VII, 1902, p. 5—12, 37—43 und 65—72, mit 1 Tafel.

Der Aufsatz ist eine ausführlichere Darstellung einiger Entgegnungen des Autors gelegentlich des Vortrages von H. de Vries

1) Weismann, Aufsätze, S. 785.

über seine Mutationstheorie auf der Naturforscherversammlung in Hamburg 1900. — Verfasser unterwirft zunächst auf Grundlage von Temperaturexperimenten und Vergleichung eines großen Materials die zahlreichen bisher beschriebenen Varietäten und Aberrationen von *Adalia* (früher *Coccinella*) *bipunctata* L. einer kritischen Untersuchung auf ihre Bewertbarkeit als Etappen phylogenetischer Zeichnungsentwickelung. Bei einem ziemlich hohen Prozentsatz treten zu dem einen schwarzen Punkt der typischen Form noch mehrere, und zwar bis zu sechs andere Punkte sowie ein kleiner Strich neben dem Scutellum hinzu, welche mit dem ersten und untereinander verschmelzend allmählich immer kompliziertere schwarze Zeichnungen ergeben, bis schließlich die ganze Flügelfläche schwarz ist. Diese sieben Punkte bilden aber nicht, wie Jacobson behauptet hat, das allgemeine Anfangsstadium der Coccinellidenzeichnung; vielmehr sind nach vergleichenden Untersuchungen des Verfassers an anderen Coccinelliden auch hier Längsstreifen das Primäre, und die Punktzeichnung resultiert erst als Kennzeichnung der Knotenpunkte einer aus Längs- und Querstreifen entstandenen Netzzeichnung.

Diese Variationen der Zeichnung stehen nun aber nicht allein für sich da, vielmehr entspricht ihnen eine gleichzeitige Variation in anderen Merkmalen, von denen Verfasser die Form des Halsschildes herausgreift. Die Untersuchung ergiebt das Schwanken gewisser Masse und Verhältniszahlen innerhalb geringer Grenzen bei der gewöhnlichen Form *bipunctata* L. und ein ähnliches Schwanken, aber um ganz andere Masse bei der ab. *sexpustulata* L. Es wird somit hier, und wohl zum ersten Male mit einer solchen beweisenden Exaktheit der Nachweis erbracht, dass auch für den Tierkörper anscheinend ziemlich irrelevante Zeichnungsänderungen korrelativ mit Formänderungen, die gar nicht an demselben Organ vor sich zu gehen brauchen, zusammenhängen. Die variierenden Charaktere können offenbar nicht unabhängig voneinander variieren, und es ist daher unzulässig, die mannigfachen beobachteten Zeichnungsformen bei *Adalia bipunctata* L. als transgressive Variationen aufzufassen. — Verfasser hat ferner die Blattformen bei verschiedenen Individuen zweier Pflanzen, von *Chrysanthemum leucanthemum* L. und *Taraxacum officinale* Wigg. vergleichend untersucht und hat bei beiden zwar Individuen mit ganz charakteristischen, von denen der anderen Individuen abweichenden Blattformen gefunden, aber auch bei beiden andere Individuen, welche alle die Blattformen vereinigt aufwiesen.

Er muss demnach die Annahme eines explosionsartigen Auftretens isolierter Mutationen an irgend einem Organ, wie es de Vries annimmt, als unbegründet ablehnen.

Aus der kontinuierlichen Reihe progredienter Variationen fixiert sich dann allerdings gerne eine gewisse Stufe intensiver als die andere. Darauf weisen die hochinteressanten Kreuzungsversuche des Verfassers mit verschiedenen *Adalia*-Aberrationen hin. Die Form *bipunctata* L. unter sich gepaart ergab im großen Ganzen

wieder *bipunctata* L., oder doch nur einzelne sonstige Aberrationen. Paarungen mit der ab. *sexpustulata* L. jedoch erwiesen ein bedeutendes Uebergewicht dieser Form, welche nicht nur befähigt war, in der Nachkommenschaft über die *bipunctata*-Charaktere den Sieg davon zu tragen, sondern auch andere Variationen, mit denen sie etwa gepaart wurde, in sich verschwinden zu lassen und endlich, unter sich gepaart, fast nur wieder sich selbst zu erzeugen. Es bleibt somit wohl kaum ein Zweifel darüber, dass man die Vererbungsgesetze einzelner Charaktere, wie z. B. hier der Zeichnung, nicht an sich abstrahieren kann, sondern dass diese verschiedene Fassung je nach dem Zusammenhange der gesamten Charaktere annehmen müssen. **Dr. P. Speiser (Bischofsburg, Ostpr.).** [39]

Otto von Fürth. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.

Jena 1903. 670 S. G. Fischer.

Man kann wohl sagen, dass sich ein Buch von der Art des vorliegenden viele Naturforscher geradezu sehnsuchtsvoll gewünscht haben. Die schon heute ins Ungeheure angewachsene Litteratur der vergleichenden physiologischen Chemie der Wirbellosen muss allen, die sich an sie herantrauen, wie eine hundertköpfige Hydra vorkommen, aus der für jeden glücklich eroberten Kopf zehn neue sprossen. Die Ergebnisse sind verstreut über alle möglichen Journale, sie sind oft enthalten als kurze Nebenbemerkung in größeren Publikationen nicht chemischen Inhalts — denn vergleichende physiologische Chemie haben so gelegentlich nicht bloß die Chemiker und Physiologen, sondern auch die Anatomen, Zoologen, Botaniker getrieben —, und das Schlimmste: das Wertvolle liegt häufig wie auf dem Boden eines Augiasstalles versteckt. Also es gehört Mut dazu, sich an die Aufgabe der Sammlung und Sichtung heranzuwagen und es verdient größten Dank, wenn die Aufgabe gelöst wird.

von Fürth hat sein Buch in 12 Hauptabschnitte gegliedert mit den folgenden Ueberschriften: 1. das Blut, 2. die Atmung, 3. die Ernährung, 4. die Exkretion, 5. tierische Gifte, 6. Sekrete besonderer Art, 7. die Muskeln, 8. die Gerüstsubstanzen, 9. die Farbstoffe der Gewebe, 10. Reservestoffe und Aschenbestandteile, 11. die Produkte der Sexualdrüsen, 12. die chemischen Existenzbedingungen wirbelloser Tiere. Hinzu kommt ein besonderer Abschnitt: chemische Vorbegriffe. Jedem Hauptabschnitt resp. seinen Unterabteilungen sind ausführliche Litteraturübersichten angehängt.

Im Kapitel „Blut" werden abgehandelt die respiratorischen Farbstoffe, das Hämoglobin der Echinodermen, Würmer, Mollusken und Arthropoden, das Hämocyanin der Mollusken und Crustaceen, das Echinochrom der Echinodermen, das Chlorocruorin und Hämerythrin der Würmer, dann die interessanten respiratorischen Achroglobine der Mollusken und Tunikaten, die Eiweißkörper des Blutes und die von ihnen abhängenden Gerinnungsvorgänge, endlich die Salze und ihre Beziehung zum osmotischen Druck des Blutes.

Der Abschnitt über die Atmung enthält eine kurze Physiologie der Atmungsorgane der niederen Tiere, die respiratorische Leistung derselben und deren Abhängigkeit von den Einflüssen des Mediums: Aenderungen in Reinheit, Bewegung, Temperatur des Wassers, Aenderungen des Luftdruckes, der Lichtintensität, der Luftelektrizität.

Der dritte Abschnitt handelt von den Verdauungs- und Resorptionsprozessen. Es wird nachgewiesen, dass nicht bloß bei den Protozoen, sondern auch bei den niedersten Metazoen, den Spongien und Cnidariern, ebenso wie bei manchen parasitären Würmern die Verdauung intracellulär erfolgt und dass erst bei den höheren die extracelluläre Verdauung einsetzt und hier in höchst mannigfachen Formen, die von den Digestionsformen der Wirbeltiere stark abweichen, zur Entwickelung gelangt. Die ausgezeichnete Funktion der Leber oder besser der Mitteldarmdrüse der Mollusken und und Crustaceen als Absonderungsort für verdauende Fermente und als Hauptresorptionsorgan, ebenso die vielen merkwürdigen adaptiven Besonderheiten des Speicheldrüsensekretes werden besonders eingehend besprochen.

Das Wenige, was man über die Funktion der Exkretionsorgane und über die Zusammensetzung der Exkrete weiß, ist im vierten Kapitel zusammengefasst. Die Durchsicht der Litteratur ergiebt, dass bis jetzt Harnstoff als Endprodukt des Eiweißstoffwechsels bei keinem Evertebraten nachgewiesen ist, wohl aber Harnsäure, Guanin und Hypoxanthin. — Hieran schließen sich an die Abschnitte „tierische Gifte“ und „besondere Sekrete“; in ihnen sind viele Dinge auseinandergesetzt, die man oft gern wissen möchte und von denen man nie weiß, wo man sie finden soll; es sind da behandelt die Gifte der Bienen, Fliegen, Spinnen, Ameisen, der Muscheln, der Eingeweidewürmer, ferner die Sekrete der Purpurschnecke, des Tintenfisches, des Seidenwurms und anderes.

Kapitel 7 und 8 bringen die Chemie der Muskeln und der Gerüstsubstanzen, Kapitel 9 die Farbstoffe der Gewebe. Die Abfassung dieses zuletzt genannten Abschnittes verdient besonderen Dank; denn aus dem Wust der Farbstofflitteratur das Wertvolle auszulesen, ist sicherlich eine mühselige und unerquickliche, aber auch besonders nötige Arbeit gewesen; ein interessanter Teil handelt von der physiologischen Bedeutung des Chlorophylls im Tierreich.

In dem Kapitel „Reservestoffe und Aschenbestandteile“ wird die Speicherung von Glykogen und Fett, die Ablagerung von Kalk, insbesondere die Ablagerung zur Schalenbildung, endlich die Verbreitung von Eisen, Kupfer und Kieselsäure besprochen. Der Abschnitt über die Produkte der Sexualdrüsen bringt einiges über die chemische Zusammensetzung von Sperma und Eier der Wirbellosen sowie ein Referat über die künstliche Parthenogenese.

Endlich im letzten Kapitel werden die wesentlichen Versuche über die Unentbehrlichkeit der einzelnen anorganischen Bestandteile des Meerwassers für seine Bewohner, und die Versuche über

die Anpassungsfähigkeit der Meeresbewohner ans Süßwasser, der Süßwassertiere ans Meerwasser angeführt.

Die kurze Uebersicht giebt hoffentlich ein Bild von der Reichhaltigkeit des Gebotenen. Die vom Verfasser gewählte Anordnung des Stoffes ist vielleicht nicht die beste, es hätte sich möglicherweise der Eindruck eines wohlgegliederten Ganzen, der Eindruck, dass von einheitlich organisierten Lebewesen mit aufeinander abgestimmten Organen die Rede ist, bei anderer Verteilung eher ergeben können. Aber die Anordnung rechtfertigt sich wieder zur Genüge dadurch, dass sich, soviel ich sehe, leicht finden lässt, was man sucht. Das Buch ist ja wohl auch mehr zum Nachschlagen als zum Durchlesen geschrieben; denn trotz der Fülle des schon durch die Forschung Erschlossenen und Geebneten klaffen doch überall breite Lücken im Wissen, steht eines noch unvermittelt neben dem anderen, der rote Faden zieht noch nicht durchs Ganze hindurch. Man bekommt wieder einmal nachdrücklich demonstriert, dass wir immer noch in den allerersten Anfängen der Wissenschaft vom Leben stecken. **Rudolf Höber.** [43]

Basile Danilewsky. Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität.

XVI + 228 S. gr. 8 mit zahlreichen Abbildungen. Leipzig, Veit & Komp. 1902.

Die Frage von der Wirkung der Elektrizität auf Distanz hat ein großes Interesse für die allgemeine Biologie, ganz abgesehen von ihrer Wichtigkeit für die Hygiene und insbesondere die Elektrotherapie. Trotzdem hat die bisherige Litteratur noch keine systematischen Untersuchungen zu Tage gefördert, wenngleich auch einzelne bemerkenswerte Beobachtungen auf diesem Gebiete bereits von Galvani gemacht worden sind und von späteren Autoren wiederholt und ergänzt wurden.

Zur Untersuchung dürfen aber nicht nur ausgeschnittene Nerven und Muskeln dienen, an denen die Autoren bisher experimentierten, wenn wir zu einer allgemeineren Kenntnis von den physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität gelangen wollen, sondern es müssen auch unversehrte Organismen dieser Untersuchung unterworfen werden. Dabei wird mit den niedersten Mikroben zu beginnen sein. Allerdings lässt es sich bei solchen Untersuchungen nicht vermeiden, dass die Elektrizitätseinwirkung mit anderen äußeren mechanischen und chemischen Bedingungen kombiniert zur Anwendung kommt. Da wie gesagt bisher nur wenige Untersuchungen über die physiologische Fernwirkung der Elektrizität vorliegen, so ist auch die Methodik dieses Forschungsgebietes eine sehr unvollkommene, weshalb Danilewsky vielfach erst eine solche auszuarbeiten gezwungen war, worüber in dem vorliegenden Werke ausführlich berichtet wird.

In der Mehrzahl der Fälle experimentierte Danilewsky in einem variablen elektrischen Felde mit einem hauptsächlich periodisch schwankendem Potentiale, also mit einem dynamischen

Zustande der Elektrizität. Um allen Missverständnissen vorzubeugen, nennt Danilewsky die Einwirkung der Elektrizität auf Distanz elektrokinetische Einwirkung oder Reizung. Das Wesentliche derselben besteht darin, dass die Elektrizität dem zu reizenden Objekt nicht direkt durch leitende Elektroden zugeführt wird, welche das Präparat direkt berühren, wie es bei der fast ausschließlich in der Elektrophysiologie geübten Kontaktmethode geschieht. Es befindet sich vielmehr das zu reizende Objekt in einem physiologisch aktiven elektrischen Felde, wodurch also gewisse elektrische Prozesse im organisierten lebenden Objekte selbst, gleichsam induktiv hervorgerufen werden. Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich vornehmlich auf die elektrokinetische Reizung der motorischen Nerven.

Die physiologische Wirkung der Elektrizität auf Distanz ist keineswegs eine vollkommen neue Thatsache, sie hat vielmehr eine bis in den Anfang des 18. Jahrhunderts zurückreichende Vorgeschichte, welche allerdings vielfache Ungeheuerlichkeiten verzeichnet, die in das Reich der Fabel verwiesen werden müssen. Bereits Hawksbee (1709) versucht, die von ihm entdeckten elektrischen Erscheinungen zu einer Erklärung der unwillkürlichen Bewegungen der Tiere heranzuziehen. Welche Wandlungen später die Lehre von der tierischen Elektrizität vornehmlich durch die Arbeiten Emil du Bois Reymond's und seiner Schule erfahren hat, ist zu allgemein bekannt, als dass hier darüber berichtet zu werden brauchte. Aber nicht nur jene Tiere, welche eigene elektrische Organe besitzen, sondern auch der Mensch und Tiere ohne solche können in ihrem Körper freie Elektrizität erzeugen, welche unter gewissen Bedingungen eine ziemliche Spannung erlangen kann, wie aus vielen neueren Untersuchungen hervorgeht. Es kann deshalb auch nicht Wunder nehmen, wenn immer wieder von neuem der Versuch gemacht wird, die Lebenserscheinungen auf elektrische zurückzuführen. Namentlich gilt dies von dem sogenannten Nervenprinzip; so haben namentlich Boruttau und Hoorwag auf grund ihrer Versuche an Kernleitermodellen die physiologischen Prozesse der Nervenerregung und Nervenleitung als Aeußerungen elektrischer Kräfte anzusprechen versucht.

Mit Recht betont Danilewsky, dass in der Elektrophysiologie der Nervenfaser, bezwiehungsweise des Neurons fast ausschließlich dem dynamischen Zustande der Elektrizität alle Aufmerksamkeit zugewendet wird, während die Elektrostatik des Neurons vollkommen außeracht gelassen wird, obwohl diese für die physiologischen Prozesse keineswegs gleichgültig sein dürfte. Denn der Tierkörper verfügt über zahlreiche Hilfsmittel zur Erzeugung von Elektrizität, wodurch eine elektrische Ladung der Zellen, z. B. Nervenzellen, ermöglicht wird. Dass elektrische Prozesse auf viele vital wichtige Vorgänge, wie die Diffusion, Kapillarität, Spaltung komplizierter Verbindungen, Oberflächenspannung, osmotischen Druck, Erregbarkeit u. s. w. von bedeutendem Einfluss sind, ist hinlänglich bekannt. Ferner nehmen wir nach den neueren

Untersuchungen an, dass die Leitung elektrischer Ströme mit einer Ionenwanderung eng verknüpft ist. Wir sind deshalb gezwungen, für gewisse Bedingungen die Anwesenheit von Ionen mit bestimmten elektrischen Ladungen im Protoplasma vorauszusetzen, wodurch auch die erhöhte chemische Labilität gewisser Substanzen des lebenden Protoplasmas erklärlich werden könnte. Nach den Versuchen an „toten" Verbindungen müsste man zwar die Ionisation hauptsächlich auf die im Protoplasma gelösten anorganischen Bestandteile beziehen. Danilewsky weist jedoch darauf hin, dass uns die molekulare Organisation der Hauptkomponenten des lebenden Protoplasmas ebensowenig bekannt ist, wie der Unterschied zwischen lebenden und toten Protoplasma, weshalb Danilewsky die Frage aufwirft: „Liegt vielleicht in der Ionisation dieser Verbindungen in vivo einer der wesentlichsten Unterschiede zwischen beiden Zuständen? Da das lebende Protoplasma für die Einwirkung der Elektrizität so empfindlich ist, so weist vielleicht diese Reaktion hin auf das Vorhandensein organischer Elektrolyte im Zustande der Ionisation im Protoplasma?" Wie diese Ionisation zu denken wäre, darüber lassen sich zur Zeit kaum Vermutungen anstellen. Vielleicht könnte es sich um eine eigenartige Verbindung der Eiweißkörper, der eigentlichen Träger des Lebens, mit den elektrisch dissociierten Salzen handeln, wodurch die ersteren in elektromotorischer Beziehung nicht ganz indifferent bleiben; dadurch würde auch ihre Labilität wesentlich erhöht.

Um solchen physikalischen Prozessen und Eigenschaften eine physiologische Bedeutung zuzuschreiben, brauchen die elektrischen Vorgänge im lebenden Körper keineswegs eine größere Stärke zu besitzen oder große Körperbezirke zu passieren, sondern trotz der winzigen Wirkungssphäre und äußerst geringen Intensität jedes einzelnen „Mikrostromes" kann die gesamte physikalisch-chemische Arbeit eine große sein. Durch arithmetische Summierung können diese Mikroströme sogar für unsere gebräuchlichen physikalischen Messinstrumente nachweisbar werden; aber wir dürfen deshalb noch nicht sagen, dass in einem Organe keine elektrischen Prozesse sich abspielen, sobald ein empfindliches Galvanometer keinen Strom anzeigt, denn nichtsdestoweniger können sogar solche von hohem Potential vorhanden sein, nur ist ihre algebraische Summe nahezu oder gleich Null. In der That findet man auch ziemlich große Potentialdifferenzen im Körper (Aktionsstrom des Herzens, Wirkung auf den Phrenikus). „Vom biologischen Gesichtspunkte aus ist es sehr wichtig, dass zwischen dieser physikalischen Differenz und der Differenz des physiologischen Zustandes derselben Nervenfaserelemente eine direkte Proportionalität besteht. Die zeitliche und topographische Lokalisation dieser elektromotorischen Kraft dient nach neueren Ansichten als sicherer Anzeiger für dieselben Verhältnisse des physiologischen Erregungsprozesses."

Auf Grund der bisherigen Ergebnisse der Elektrophysiologie und Elektrochemie nimmt Danilewsky einen sehr engen gene-

tischen Zusammenhang an zwischen den Erscheinungen der elektrischen Kraft und den physiologischen Prozessen — vom elementaren Chemismus des lebenden Protoplasmas einfachster Struktur bis auf die offenbar sehr komplizierte Neuronthätigkeit. Unter solchen Voraussetzungen ist es dann nur eine weitere notwendige Folge auch der atmosphärischen Elektrizität einen Einfluss auf die Lebensprozesse zuzuschreiben, weil sich das Leben der die Erde bewohnenden Organismen eigentlich in einem kolossalen elektrischen Felde abspielt. Dabei kann die atmosphärische Elektrizität einmal als Reiz, im weiteren Sinne des Wortes, auf die erregbaren Gewebe und Organe wirken, zum anderen aber durch Induktion auf die elektrischen Eigenschaften und Prozesse Einfluss nehmen. Dabei brauchen die Reize, obgleich sie die äußere Haut treffen, nicht zum Bewusstsein zu kommen oder Bewegungen auszulösen. Aber durch ihre lange Dauer könnten sie dennoch für das materielle Leben von Bedeutung sein. Einen Einfluss der kosmischen Vorgänge auf verschiedene physiologische Geschehnisse hat Svante Arrhenius zu zeigen versucht. Seine Meinung, „dass es sehr wahrscheinlich sei, dass die periodischen Schwankungen der Luftelektrizität die Ursachen der Periodizität in der Menstruationserscheinung sei“, sowie einige weitere Angaben über Nativität, Epilepsie werden sich zur Zeit nur wenig Anhänger erwerben können, obzwar Danilewsky meint, dass ein derartiges Zusammentreffen der Periodizität kaum zufällig sein kann. Dass die Elektrizität auf das Wachstum der Pflanzen eine begünstigende Einwirkung ausübt, wurde durch Versuche direkt nachgewiesen, ferner existiert auch eine bereits sehr umfangreiche Litteratur über den Einfluss der Luftelektrizität auf das Wohlbefinden und die Gesundheit des Menschen. Wenn auch viele dieser Mitteilungen sehr skeptisch hinzunehmen sind, so kann man doch nicht leugnen, dass kosmische Einflüsse thatsächlich für das Wohlbefinden des Menschen von großer Bedeutung sind, ganz abgesehen von ihrer rein psychischen Einwirkung. So ist es eine in Alpenländern, aber sonst wenig bekannte Thatsache, dass unmittelbar vor und während eines Schirokko bei vielen Personen schwere nervöse und andere Störungen auftreten, wovon jeder, der längere Zeit sich dort aufgehalten hat, überzeugt ist.

Soviel über die allgemeine Einleitung des Danilewsky'schen Buches. In den folgenden zwei Kapiteln wird eine geschichtliche Uebersicht der elektrokinetischen Reizung von ihrer Entdeckung durch Galvani angefangen bis zum Einsetzen Danilewsky's eigener Untersuchungen gegeben, wobei nicht nur die physiologischen Wirkungen des variablen elektrischen Feldes und der Herz'schen Wellen, sondern auch die der Röntgen'schen X-Strahlen Berücksichtigung finden.

Seinen eigenen Untersuchungen schickt Danilewsky eine Besprechung der allgemeinen Probleme der Neuroelektrokinesis voraus. Als erste, aber noch unbeantwortete Frage taucht die auf vom Einfluss einer elektrostatischen Ladung auf die Er-

nährungsbedingungen, die Reizbarkeit, das Leitungsvermögen und die elektromotorischen Eigenschaften der Nerven. Während eine ausreichende elektrostatische Ladung den Nerven, beziehungsweise das Nervmuskelpräparat nicht erregt, wird ein dynamischer Zustand der Elektrizität im Nerven einen sichtbaren oder irgendwie wahrnehmbaren Effekt erwarten lassen. Die einfachste Form des Versuches besteht im Inducieren einer oscilatorischen elektrischen Ladung in einem motorischen Nerven. In Praxi ist es am einfachsten, den Nerven zum Zwecke der elektrokinetischen Reizung in ein oscillatorisches Feld zu bringen, wodurch die Ladung und Entladung beziehungsweise Induktionsvorgänge von selbst in abwechselnder Weise im Nerven vor sich gehen, welche bei ausreichendem Potential und genügend großer Schwingungsamplitude eine intermittierende Reizung leicht hervorbringen. Ganz allgemein gesprochen, kann man elektrische Ströme oder Schwingungen im Nerven als einem Leiter erzeugen, wenn man ihn bei gewissen Bedingungen der Wirkung des magnetischen, elektrostatischen, elektromagnetischen Feldes oder der Wirkung von elektrischen, ultravioletten und Röntgenstrahlen etc. aussetzt. Eine andere Frage ist die nach dem Verhalten des lebenden Protoplasmas gegen elektrische und elektrokinetische Strahlen, welche es mit einer genügend großen Energiemenge treffen. Von den verschiedenen differenzierten Protoplasmaarten kann man das „Neuroplasma“ oder die physiologisch aktive Nervensubstanz als einen besonders empfindlichen Resonator auf die verschiedenen elektrischen Schwingungen betrachten. Das Studium der Einwirkung verschiedener Schwingungsarten auf verschiedene Nervenelemente könnte uns in Zukunft vielleicht zur Erkenntnis von verschiedenen Typen des Neuroplasma mit verschiedenen Stimmungen der Resonatoren führen, was für die physiologische Charakterisierung der verschiedenen Nervenelemente von großem Wert wäre. Noch eine ganze Reihe anderer allgemein biologischer Fragen scheint der Erforschung durch die Elektrokinesis zugänglich zu sein.

Auf die zahlreichen beschriebenen Versuche der elektrokinetischen Reizung des Nervmuskelpräparates (Ischiadicus Gastroknemius vom Frosch) kann hier nicht eingegangen werden; im folgenden soll nur eine ganz knappe Uebersicht über den Umfang der von Danilewsky angestellten Versuche gegeben werden. Zunächst wurden Versuche mit einem unipolaren elektrischen Felde angestellt, wobei der verstärkende Einfluss von Endmassen am distalen Ende des Präparates, sowie die schwächende Wirkung von undurchsichtigen (leitenden) Schirmen erkannt wurde. Ferner wurde die je nach der Versuchsanordnung wechselnde Wirkung der Nachbarschaft leitender Massen untersucht. Auch die Orientierung des Präparates ist von Einfluss auf das Zustandekommen der Elektrokinesis, indem eine maximale Reizung nur bei Lagerung des Präparates in der Fortpflanzungsrichtung der elektrischen Kraft, also entlang den Kraftlinien, stattfindet (Längslage). Bei Parallellagerung zur Plattenelektrode hört die Reizung auf (unwirksame Querlage).

Anlegen eines leitenden Nebenbogens an das Präparat hebt die bestehende Reizung auf. Ferner ist auch eine Elektrokinesis durch Induktion höherer Ordnung (mehrere Spiralen oder Personen) möglich.

Hinsichtlich der physiologischen Eigenschaften scheint die elektrokinetische Reizung von den Reizungen desselben motorischen Nerven durch einen einzelnen Induktionsschlag bei direkter Elektrodenanlegung (Kontaktmethode) unter entsprechenden Vergleichsbedingungen sich nicht zu unterscheiden. Das Myogramm, die Latenzzeit, Dauer der einzelnen Zuckung, Summation der Zuckungen zum Tetanus sind bei beiden Reizmethoden gleich. Die Dauer des mechanischen Latenzstadiums scheint bei der Elektrokinesis etwas verkürzt zu sein, ferner beginnt die Depression der Zuckungen bei der elektrischen Kontaktmethode schon bei geringerer Frequenz, während bei der Elektrokinesis eine viel größere Schwingungsfrequenz noch starke tetanische Kontraktionen hervorruft. Auch die sensiblen Nerven sind unipolar elektrokinetisch reizbar. Versuche durch Einbringen des Armes in eine Hohlzylinder-Elektrode lassen je nach der Stärke verwendeten Feldes verschiedene Empfindungen zu stande kommen. Die Stufenleiter der beobachteten Empfindungen ist folgende: zuerst Hauchen, Blasen, dann Vibration der Haut, Wärme, Schwitzen, Stechen und endlich Schmerz. Bei genügender Stärke kommt es sogar zu Muskelkontraktionen, ein Beweis dafür, dass sich die Reizung auch auf die tiefer liegenden Teile erstreckt. Bringt man ein Tier in das Lumen der Hohlzylinder-Elektrode, so tritt erst bei Verbindung desselben mit einem großen Leiter oder Ableitung zur Erde starke Unruhe und bei genügender Reizstärke allgemeiner Tetanus auf; ohne diese Ableitungen tritt kein wahrnehmbarer Erfolg der Reizung ein. Ein Analoges gilt für ein Tier, das sich in der Höhle einer Spirale befindet, deren Windungen von Strömen hoher Spannung und Frequenz (haute fréquence D'Arsonval) durchflossen werden.

Bei der Untersuchung der bipolaren elektrokinetischen Wirkung zeigt sich bei symetrischer Lage des Präparates zu den beiden Polen keine Wirkung, es existiert also eine neutrale Indifferenzzone; dagegen treten sofort Zuckungen auf bei asymmetrischer Lagerung der Elektroden zum Präparat. J. Loeb wollte diese Unwirksamkeit der Indifferenzzone auf die Unerregbarkeit des Nerven bei querer Durchströmung zurückführen, ein Einwand, der von Danilewsky vollkommen widerlegt wird. Es handelt sich vielmehr um eine Interferenz (bei gleichem Potential) der bipolaren Neuroelektrokinesis. Sogar Funkenentladungen von bedeutender Stärke, die der Nerv ohne nachweisbare Schädigung verträgt, aus den symmetrisch genährten Elektroden von den Polen der sekundären Spirale eines Ruhmkorff bedingen keine Reizung, eine solche tritt jedoch sofort ein bei Asymmetrie. Zur Nervenerregung in einem elektromagnetischem Felde (geschlossener sekundärer Kreis) ist ein starker Strom und richtige Orientierung (Präparat parallel zum Leiter) des zur Erde abgeleiteten Präparates

nötig. Schirme, Kondensatoren, die Nachbarschaft von Leitern, Anlegen eines Nebenbogens etc. zeigen denselben Einfluss wie bei der unipolaren Reizung. Wird ein Nervmuskelpräparat in den Hohlraum einer Spirale gebracht, welche in den geschlossenen Kreis einer sekundären Ruhmkorff'schen Spirale eingeschaltet ist, so tritt bei Lagerung des Präparates parallel zur Windungsrichtung eine Reizung ein. Schließlich sei noch erwähnt, dass ein Nervmuskelpräparat, welches sich kurz zuvor in einem unipolären elektrischen Felde befand, eine gesteigerte Erregbarkeit aufweist, welche aber sehr rasch wieder verschwindet.

Damit sei diese knappe Auswahl aus den Versuchsergebnissen Danilewsky's beendet. Für jeden Forscher, der sich mit den Problemen der Elektrokinesis beschäftigen will, wird das Studium das Danilewsky'schen Buches unerlässlich bleiben. [29]

R. F. Fuchs (Erlangen).

Scheinbare Bauchträchtigkeit bei einem Kaninchen.

Von Dr. Kurt Kamann.

Bei der Sektion eines Versuchskaninchens fand sich in der Bauchhöhle ein an dem strangartig ausgezogenen sehr gefäßreichen großen Netz wie an einem Stiele hängender intakter Fruchtsack mit einem frischtoten reifen Fötus. Da die Verbindung mit dem Netz den einzigen Zusammenhang mit dem Muttertiere darstellt, und da mir die fernab gelegenen inneren Genitalien frei von auffälligen Veränderungen zu sein schienen, so glaubte ich früher, eine primäre Bauchträchtigkeit annehmen zu dürfen. Bei der weiteren Bearbeitung des Falles erwies sich jedoch diese Auffassung als irrig. Es konnte nämlich an der Hand einer jungen Narbe im linken Uterushorn der sichere Nachweis erbracht werden, dass sich der Fötus nicht primär in der Bauchhöhle auf dem Netz, sondern im Uterus entwickelte, dass der reife Fruchtsack intakt samt der Placenta durch einen Riss in der Uteruswand in die Bauchhöhle austrat und sich erst sekundär mit dem großen Netz verband. Diese sekundäre Verbindung erfolgte nach meiner Vorstellung nicht erst nach vollendetem plötzlichen Austritt durch eine ausgedehnte Rissöffnung, sondern sie kam im Verlaufe einer „protrahierten Uterusruptur" zu stande, so dass der Fruchtsack mit dem Netz bereits fest verlötet und von ihm aus vaskularisiert war, ehe er noch ganz aus dem Uterus ausgestoßen war.

So vorsichtig man nun auch sein muss, Beobachtungen beim Tiere auf verwandte Prozesse beim Menschen zu übertragen, so thut man doch wohl nicht Unrecht, Vorgänge im Uterus des Kaninchens mit solchen in der Tube des menschlichen Weibes zu vergleichen. Unter dieser Voraussetzung kann man, glaube ich, die protrahierte Ruptur der Tube und die Verklebung der langsam austretenden Frucht mit benachbarten Gebilden vor allem für das

Zustandekommen der meisten sogenannten Abdominalgraviditäten des menschlichen Weibes verantwortlich machen.

Einen interessanten Nebenbefund in den mikroskopischen Präparaten von der Uterusnarbe möchte ich hier nicht unerwähnt lassen. An der Innenfläche der letzteren fand sich nämlich ein eigentümlicher, mit Wahrscheinlichkeit, aber nicht mit Sicherheit als zu Grunde gehendes befruchtetes Ei anzusprechender Körper. Handelt es sich thatsächlich um ein Ei, so müsste man annehmen, dass mit dem Austritt des Fruchtsackes in die Bauchhöhle diese Schwangerschaft für das Kaninchen erledigt war, und dass es sich schon wieder in einer neuen Brunst befand. Diese Annahme wird unterstützt durch das Vorhandensein ziemlich frischer gelber Körper in beiden Ovarien und eines Evolutionszustandes der Uterusschleimhaut.

Eine ausführliche Abhandlung des Gegenstandes wird demnächst in der Monatsschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie erscheinen. [48]

J. Rich. Ewald. Zur Physiologie des Labyrinths.

VII. Mitt. Die Erzeugung von Schallbildern in der Camera acustica. Arch. f. d. ges. Physiologie, 93. Bd., Bonn 1903.

Ueber die Versuche und die „Schallbildertheorie" Ewald's ist vor kurzem in diesem Blatte berichtet worden (Bd. XXII S. 682). Jene Arbeit erhält eine wesentliche Ergänzung durch die neue Mitteilung Ewald's, über welche jetzt berichtet werden soll.

Der Verf. betont zunächst, dass sich seine Theorie der Resonanz im Labyrinth auf Versuche stütze, während alle anderen Hörtheorien auf angenommenen Eigenschaften der Labyrinthteile aufgebaut seien, die noch niemand an ähnlichen Gebilden beobachtet habe.

Darauf ist zu erwiedern, dass auch die neue Thatsache der stehenden Wellen auf schlaff gespannten Membranen, deren Kenntnis wir Ewald verdanken, von diesem bisher nur an Modellen, aber noch nicht an der Membrana basilaris selbst demonstriert werden konnte: erst wenn nachgewiesen wäre, dass die Membrana basilaris der Schnecke thatsächlich durch zugeleitete Töne in diese Schwingungsform versetzt wird, erst dann wäre die Ewald'sche Theorie durch ein Experiment im strengen Wortsinne höchst wahrscheinlich gemacht. Die Versuche Ewald's an Modellen lassen doch nur den Schluss zu, dass auch die Membrana basilaris derartig schwingen kann; ähnlich hat auch Helmholtz aus dem Mitschwingen der Klaviersaiten auf einen in den Klavierkasten gesungenen Ton die Vermutung aufgebaut, dass die einzelnen Abschnitte der Membrana basilaris, oder die einzelnen Corti'schen Bögen derart mitschwingen könnten.

Freilich soll nicht geleugnet werden, dass die Ewald'schen Membranen viel eher als ein wirkliches Modell der Membrana basilaris angesehen werden können. In dieser Hinsicht hat Ewald

seine Versuche außerordentlich vervollkommnet, worüber er eben jetzt berichtet. Während die früher von ihm ausgespannten Membranen außerordentlich viel größer waren als die Membrana basilaris, ist es ihm nun gelungen, seine Versuche mit Membranen anzustellen, die in Länge und Breite den Verhältnissen im Ohr entsprechen. Er erhielt sie, indem er in dünne Aluminiumplättchen eine Oeffnung von 8,5 mm Länge und 0,5 mm Breite schnitt und diese Plättchen in eine Lösung von Kautschuk in Benzin eintauchte. Bei dem Herausziehen erstarrt das Häutchen, welches in der Oeffnung haften bleibt, rasch zu einer außerordentlich dünnen Membran (dieselbe zeigt häufig Newton'sche Interferenzfarben). Sie kann in ihrer Fassung in Schwingungen versetzt werden und lässt dann die von Ewald vorausgesetzten Schallbilder erkennen, aber freilich nur bei Vergrößerung.

Der Verf. beschreibt zunächst eine einfachere Versuchsanordnung; Lampe, Membran und Mikroskop sind so angeordnet, dass die von Natur glänzende Membran das Lampenlicht gerade nicht genau in den Tubus spiegelt: bei der geringsten Lageänderung der Membranteilchen spiegeln diese dann das Licht entweder stark oder gar nicht, und so sind die den stehenden Wellen entsprechenden Streifensysteme zu beobachten. Das Anblasen der Membranen geschieht durch Galton'sche Pfeifen, die unterhalb derselben angebracht sind, also durch Luftschwingungen, während bei den früheren Versuchen Stimmgabeln auf die Fassung der Membranen aufgestützt werden mussten. Die Versuche ergaben ganz dieselben Verhältnisse, wie sie die früheren Versuche mit größeren Membranen ergeben hatten. Interessant ist aber, dass man, wenn die Galtonpfeife immer höher gestimmt wird, noch Schallbilder mit dem Mikroskop beobachten kann, wenn ein Ton nicht mehr gehört wird; die künstliche Membrana basilaris kann also für das menschliche Ohr unhörbare Töne noch optisch zur Erscheinung bringen.

Ewald beschreibt weiter eine Versuchsanordnung, die ein Modell des menschlichen Ohres darstellt und die er Camera acustica nennt, in Analogie zur Camera obscura, welche, obgleich nur ein sehr vereinfachtes Modell des Auges, doch so sehr viel zur Förderung der physiologischen Optik beigetragen habe.

Die Camera acustica besteht zunächst aus einem mit Wasser gefüllten Blechkasten, der das Labyrinth darstellt; derselbe ist durch eine Scheidewand vollständig in zwei Abteilungen (Vestibular- und Tympanalraum) getrennt. In einer Oeffnung dieser Scheidewand werden die leicht auswechselbaren Aluminiumplättchen mit den künstlichen Basilarmembranen befestigt. Zwei Wände des Kastens bestehen aus Glas; die Neigung derselben zueinander und zu der Scheidewand mit Membran ist so gewählt, dass die von der Lampe kommenden und zu dem Mikroskop hin austretenden Lichtstrahlen senkrecht durch diese Glaswände hindurchtreten. Das Mikroskopobjektiv kann der Membran genügend genähert werden. Der Apparat zeigt, dass die Schallbilder innerhalb einer Flüssigkeit ebensogut zu stande kommen wie in der Luft.

Die Blechwände des Kastens besitzen zwei runde, mit gewöhnlichen Kautschukmembranen verschlossene Oeffnungen, eine an jeder Abteilung, entsprechend der fenestra ovalis und der fenestra rotunda des Labyrinths. Buchtet man die eine dieser Membranen ein, so wölbt sich die andere vor; eine entsprechende Bewegung macht auch die künstliche Basilarmembran, da sie ja in der starren Scheidewand zwischen beiden Abteilungen befestigt ist. Schallbilder auf dieser Membran innerhalb des Apparates kann man nun auf dreierlei Art erzeugen, die den drei Arten der Schallübertragung am gesunden und kranken Ohr entsprechen: entweder setzt man eine Stimmgabel direkt auf den Blechkasten — Knochenleitung; oder man bringt eine kräftige Pfeife dicht vor eine der runden Membranen — Luftleitung durch die Paukenhöhle; oder endlich man fügt ein Modell des Mittel- und äußeren Ohres an. Letzteres besteht aus einem Schalltrichter, der mit einer Kautschukmembran — dem Trommelfell — abgeschlossen ist. Dieses wird der Fenestra ovalis gegenübergestellt und zwischen beide Membranen ein Eisenstäbchen, das an beiden Enden kleine Platten trägt, geklemmt, also eine Columella, wie sie die Vögel und Reptilien besitzen. Singt man dann in den Schalltrichter hinein, so erscheinen auf der kleinen Membran Schallbilder, singt man aber nebenher, so verschwinden sie; man hat also ein vollständiges Modell der Uebertragung der Schwingungen von der Ohrmuschel bis ins Innere der Schnecke.

Das nähere über die sehr sinnreiche Konstruktion dieses Ohrmodells ist im Original nachzulesen. Ohne Zweifel werden Versuche mit derartigen Modellen und immer neue Abänderungen derselben die Bedeutung und Funktion der einzelnen Teile des Schallleitungsapparates im Ohre sehr wesentlich aufklären können. Die letzte Entscheidung über die Berechtigung der Ewald'schen Hörtheorie aber wird, wie oben schon angedeutet worden, dann gegeben sein, wenn auf der Basilarmembran selber Schallbilder nachgewiesen werden. Gerade die neuen Ewald'schen Versuche lassen diese Aufgabe, die sicher ebenso seltenes präparatorisches wie experimentelles Geschick erfordert, nicht ganz aussichtslos erscheinen.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass Ewald eine bisher immer zu Gunsten der Helmholtz'schen Resonatorentheorie verwertete Thatsache, nämlich das Vorkommen von Hörlücken mitten in der Tonreihe, wie sie neuerdings von den Ohrenärzten unzweifelhaft nachgewiesen worden sind, auch zu Gunsten seiner Theorie in Anspruch nimmt. Er hat nämlich unter seinen künstlichen Membranen einzelne gefunden, die zwar auf tiefe und hohe Töne mit Schallbildern ansprachen, für in der Mitte liegende Töne aber versagten, was wahrscheinlich von irgend welchen Unregelmäßigkeiten im Bau des Häutchens herrührte. **Werner Rosenthal.** [45]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 1. Juni 1903. № 11 u. 12.

Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz.

Von F. Noll.

(Schluss.)

Nun zeigt aber die Beobachtung, dass bei plasmaarmen Siphoneen die Stetigkeit der Akrogenese nicht die mindeste Einbuße erleidet durch die Beweglichkeit, ja geradezu durch den Wechsel des in embryonalen Zustand versetzten Plasmas an dem Neubildungsherde. Wenn aber auch diese Stetigkeit selbst mit einem Wechsel der substantiellen Unterlage zur Not noch vereinbar wäre, indem die Annahme noch offen bliebe, dass mit dem Embryonalwerden des somatischen Plasmas am Scheitel zeitweilig auch eine bestimmt gerichtete morphogene Thätigkeit lokal einsetze, bezw. mit dem Somatischwerden wieder aussetze, so erweist sich diese Annahme doch als völlig unhaltbar, wenn es sich um die Erklärung der Rhythmik der Gestaltungsprozesse[1]) und der Reaktion gegen gewisse äußere Reize handelt. Diese fordern gebieterisch eine Stetigkeit, eine Permanenz der rhythmisch sich ändernden, oder nach einer gewissen Induktionsdauer lokal in bestimmtem Sinne reagierenden substantiellen

1) d. i. der abwechselnden Ausbildung von Seitensprossen und nackter Stammabschnitte u. dergl. m.

Grundlage, wie sie die samt ihren Kernen wandernde embryonale Plasmamasse nicht bietet. Es giebt außer der Membran, die als nicht lebendiges Ausscheidungsprodukt des Plasmas für morphogene Thätigkeit direkt nicht in Betracht kommen kann, nur ein lebendiges Formelement, welches jener unumgänglichen Forderung an örtliche Persistenz entspricht, und das ist die Hautschicht. Für die Rhythmik der morphogenen Thätigkeit, für die Beziehungen der letzteren zu äußeren und inneren Einwirkungen, also wohl für den ganzen Verlauf der Akrogenese, kann demnach nur die ruhende Hautschicht des Scheitels maßgebend sein. Ihr allein nur kann die entscheidende Rolle in den Gestaltungsvorgängen am Vegetationspunkt zufallen; das gegebenenfalls stetig wechselnde embryonale Körnerplasma kann nur unter ihrer Führung sich an der morphogenen Thätigkeit beteiligen, es kann ihm also nur eine sekundäre Rolle, eine gewisse Hilfeleistung in dem gestaltenden Geschehen zukommen.

Als ausschlaggebend für die Gestaltungsvorgänge erweist sich also nicht die dichte embryonale Plasmamasse mit ihren Kernen, sondern lediglich die Hautschicht, so dass als embryonale Substanz im eigentlichsten Sinne die Hautschicht im Zustande morphogener Thätigkeit anzusehen ist.

Dieses Ergebnis ist in mehrfacher Beziehung von Interesse. Einmal kommt die oben kurz berührte maßgebende Bedeutung der Hautschicht, die bei früheren Beobachtungen dem somatischen Plasma gegenüber festgestellt worden war[1]), nun auch gegenüber dem embryonalen Plasma zur Geltung. Sodann fügt sich dieses Ergebnis aber auch in bemerkenswerter Weise in die Kette der Schlussfolgerungen ein, die von mir seinerzeit aus der Entstehung, Anordnung und Richtung der Seitenwurzeln an gekrümmten Mutterwurzeln[2]) und aus dem Auftreten des Keimwulstes an den gekrümmten Keimstengeln von Cucurbitaceen[3]) abgeleitet wurden. Als einzig in Betracht kommendes Moment für den Ort, bezw. die Richtung der genannten Seitenorgane stellte sich dabei die Form des Mutterorgans als solche heraus. Damit ist aber zugleich festgestellt, dass der pflanzliche Organismus ein bestimmtes Wahrnehmungsvermögen für seine Formverhältnisse besitzen muss. Dieses, natürlich nicht subjektive, Empfindungsvermögen bezeichnete

1) Vergl. Anm. 4 auf S. 329.

2) Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrbücher herausgeg. von Dr. H. Thiel, 29. Bd., 1900, S. 361 ff.

3) Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landw. Jahrbücher, herausgegeben von Dr. H. Thiel, Ergänzungsband I, 1901, S. 145.

ich als Morphästhesie[1]). Ueber die Art der Vermittelung jener Formempfindung konnte ich mir damals noch kaum eine Rechenschaft geben. Nun ist es zwar für die Feststellung einer naturwissenschaftlichen Thatsache oder einer entdeckten gesetzmäßigen Beziehung durchaus nicht notwendig, dass man sie in ihrem Zusammenhange mit bekannten Thatsachen und Vorgängen verstehen und erklären kann, wofür ein Hinweis einerseits auf die Gravitation, andererseits auf psychische Vorgänge genügt. Immerhin wird ein unvorhergesehenes Faktum einleuchtender und sein Bestehen zweifelsfreier, wenn es mit bekannten Erscheinungen in einem möglichen oder notwendigen Zusammenhang steht, oder an sich logisch notwendig erscheint zum Verständnis bekannter Verhältnisse und Beziehungen. Für diese logische Notwendigkeit wie auch für jenen Zusammenhang glaube ich jetzt gewisse Anhaltspunkte gefunden zu haben und will vorgreifend[2]) hier erwähnen, dass der letztere in Oberflächenkräften in so vollkommener Weise gegeben sein kann, dass er in sehr vielen Fällen zur Vermittelung der Morphästhesie vollkommen ausreichen wird. Der Natur der Sache nach sind nackte und behäutete Organismen hier auseinander zu halten. Am klarsten und physikalisch am einleuchtendsten liegen die Verhältnisse bei den nackten Protoblasten[3]).

Unter der Voraussetzung gleichen Substrates hängen jene Oberflächenkräfte von der jeweiligen Größe des Krümmungsradius der Oberflächenkurve ab. Bei einem Körper mit überall gleichem Krümmungsradius, wie der Kugel, werden sie an jedem Punkte gleich groß sein; bei Körpern mit ungleich gekrümmter Oberfläche werden sie je nach der stärkeren oder schwächeren Krümmung der verschiedenen Kurvenstrecken relativ größer oder geringer sein müssen. Verschieden große Kugeln, wie verschieden große andere, untereinander sonst ähnliche Körper, werden sich aber durch abweichende absolute Größe, wie der Krümmungsradien, so der Oberflächenkräfte unterscheiden, wie denn auch konvexe und konkave Rundungen durch ein umgekehrtes Vorzeichen der Spannungsverhältnisse (Zug- oder Druckspannung) voneinander verschieden zur Geltung kommen. Es variieren die Oberflächenkräfte also nicht nur mit der jeweiligen Gestalt, sondern bei gleicher Form auch mit der absoluten Größe derselben, so dass alle Form-

1) Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn, 15. Jan. 1900.

2) Eine eingehendere Darstellung über die hier nur berührten Verhältnisse soll in dieser Zeitschrift folgen.

3) „Protoblast" im Sinne v. Kölliker's etwa gleichbedeutend mit Sachs' „Energiden". (Vergl. v. Kölliker, Die Energiden von v. Sachs im Lichte der Gewebelehre d. Tiere. Verh. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N.F., XXXI. Bd., 1897, Nr. 5.)

und Größenverhältnisse eines solchen Organismus in bestimmten Oberflächenspannungen zum Ausdruck kommen müssen, die man als „morphostatische Oberflächenspannung“ oder kurz als „Formspannung“ bezeichnen kann. Wenn man annimmt, dass diese Spannungsverhältnisse vom Plasma (der Hautschicht) perzipiert, empfunden werden — was bei der bekannten Empfindlichkeit desselben gegen mechanische Einwirkungen durchaus plausibel erscheint —, so wäre in der Empfindungsfähigkeit für die obwaltenden Oberflächenspannungen zugleich die genaueste und untrüglichste Empfindung für die Form und Größe des Organismus und seiner Glieder gegeben.

Anders liegen die Verhältnisse bei behäuteten Organismen, wie beispielsweise bei der Mehrzahl der Pflanzen. Hier fällt, mit dem Fehlen der freien, d. h. an ein weniger dichtes Medium (Wasser oder Luft) grenzenden Oberfläche der auf Druck- oder Zugleistungen gerichtete kapillare Druck fort. Unter der Voraussetzung, dass die Hautschicht keine vollkommene Flüssigkeit (mit unbegrenzter, leichtester Verschiebbarkeit ihrer Teilchen) ist[1]), wird aber auch hier eine Formempfindung möglich sein durch Vermittelung der mit verschiedenem Krümmungsradius wechselnden Kohäsionsspannung innerhalb der Hautschicht selbst.

Sobald es nur für das Leben der Pflanze nützlich oder gar notwendig ist, diese Spannungen zu perzipieren und als regulierenden Reiz nutzbar zu machen — was alsbald noch gezeigt werden soll — wird das Plasma mit der entsprechenden Empfindlichkeit, wie in vielen analogen Fällen, auch ausgerüstet sein; ja, es können für diese Perzeption spezifische Einrichtungen bestehen, wie für die Perzeption anderer wichtiger Reize, so den des Lichtes und der Schwerkraft.

Mit der Formempfindung ist zugleich aber auch die Möglichkeit für das Bestehen von Formreizen gegeben, insofern die Empfindung eben als Reiz wirkt. Solche, aus den Formverhältnissen und Gestaltungsvorgängen entspringende Reize können dann aber zu den verschiedenartigsten Auslösungen nutzbar gemacht werden. An gekrümmten Mutterwurzeln[2]), aber auch an Pilzmycelien und Moosrhizoiden sieht man sie, wie erwähnt, nicht nur den Entstehungsort, die Anordnung der Seitenorgane, sondern intensiv auch deren Wuchsrichtung beeinflussen. Sie werden auch auf Gestaltveränderungen hinwirken können so lange bis die Formspannung, d. h. die Körperform, einem gewissen Ruhe-

1) Zu dieser Voraussetzung ist man aber wohl nach allem, was man von der Konsistenz der Hautschicht weiß, berechtigt. Sie ist (nach Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich) auch Bedingung für die Wirkungsweise mechanischer Reize.

2) Kurven von dem Radius = 16 cm werden, wie ich zeigte, von Wurzeln noch mit Sicherheit perzipiert und durch einseitige Reaktionen ausgezeichnet.

zustand entspricht, womit ihre Reizwirkung erlischt, ähnlich wie heliotropische oder geotropische Reize mittels heliotropischer oder geotropischer Bewegungen zu heliotropischer oder geotropischer Ruhelage bezw. Gleichgewichtslage führen[1]). Wie in den letztgenannten Vorgängen die Richtungen von Licht und Schwerkraft mittels spezifischer Reizbarkeiten, Reaktionen und Ruhezustände zu einem Regulativ für die Richtung der Pflanzenorgane werden, so würden demnach die Gestaltungsvorgänge ihr Regulativ in den „Formspannungen", also in der Gestaltung selbst finden. Eine derartige Selbstregulation — und damit berühren wir die logische Notwendigkeit —, die für die Form ausschließlich aus der Formempfindung und Formreizen abgeleitet werden kann, ist aber eine so selbstverständliche und zwingende Forderung, dass es der erwähnten experimentellen Befunde und Hinweise gar nicht erst bedurft hätte, um sie zu fordern[2]). Ohne die Mitwirkung solcher in den Formverhältnissen selbst gegebener Regulative lassen sich auf ein gewisses Ziel hinarbeitende und mit

---

1) Oberflächenspannungen sind bekanntlich wiederholt und seit langem von verschiedenen Autoren, Physikern und Biologen, so von Leidenfrost (1756), Bütschli (1876), Berthold (1886), Errera (1886 und 1887), Fuchs, Leblanc (1887), Plateau, Quincke, Mach u. a. als direkte mechanische Ursache für gewisse Pflanzengestalten angesprochen worden und es ist für die Bedeutung der Oberflächenkräfte im allgemeinen von Interesse, dass Tier- und Pflanzenformen den betreffenden mechanischen Forderungen oft vollkommen entsprechen. Hier, wo es sich um Formempfindungen und Formreize, also um physiologische Beziehungen handelt, liegen aber auch bereits, allerdings mehr instinktiv und bildlich geäußerte Parallelvorstellungen vor. In diesem Sinne sprachen Vöchting und Reinke wiederholt vom „morphologischen Gleichgewicht", ersterer auch von „labilem und stabilem Gleichgewicht" bei der Entwickelung, und Bütschli spricht zuletzt (Mechanismus und Vitalismus, Verhandl. V. Internat. Zoolog.-Kongresses, Berlin 1901) nicht nur vom „Gleichgewichtszustand" der organischen Formen, sondern bezeichnet das Endstadium der Entwickelung geradezu als „Ruhezustand" (S. 8 u. 9, S.-A.). Auch Morgan rechnet („Regeneration" Newyork und London 1901) mit „some sort of tension", die hier die Organbildung unterdrückt, dort ihr Hervortreten gestattet. — Nach dem hier vertretenen Standpunkt ist dieser stationäre Gleichgewichtszustand mehr als ein bildlicher Vergleich, er besitzt reale Grundlagen. — Darauf, dass die morphotische Selbstregulation auch nach Erreichung der Endform fortdauern muss, um letztere trotz Wechsels der Körpersubstanz zu erhalten, hat Roux prinzipiell hingewiesen.

2) In dem Grundgedanken, dass die Gestalt das Regulativ, also gleichsam ihr Vorbild, in sich selbst finden müsse, erblicke ich den gesunden Kern der im übrigen durch spekulativ-sophistische Deduktionen transcendental erweiterten Platonischen Ideenlehre. — So weit ich seine Worte richtig verstehe, stellt Driesch (Neue Antworten und neue Fragen der Entwickelungsphysiologie l. c. S. 917) dieselbe logische Forderung in folgender, freilich allgemeinerer Form auf: „Derjenige Faktor, der Restitution oder Regulation überhaupt in ihrer Spezifität auslöst, wird auch immer eine auf eben diese gerichtete Spezifität selbst haben müssen, und beide Spezifitäten können nun wieder keine anderen sein als eben die des Gestörten oder Entnommenen."

Erreichung desselben zum Abschluss kommende Gestaltungsvorgänge, wie sie die Organismen bieten, überhaupt nicht vorstellen. Die zureichende Vermittelung wird hier aber vornehmlich, wenn auch nicht ausschließlich, in Oberflächenkräften und -Zuständen liegen müssen, wie denn auch die Form als solche nicht anders als durch ihre Abgrenzung, durch Charakter und Größe ihrer Oberflächenkurven, bestimmt wird und deshalb aus jedem beliebigen Material von der erforderlichen Konsistenz nachgeahmt werden kann.

Mit dem Faktor der Formempfindung und der Formreize ist, wie an anderer Stelle noch ausführlicher dargelegt werden soll, natürlich noch keine „Erklärung“ des Gestaltungsproblemes gegeben — so wenig wie mit dem Knight'schen experimentellen Nachweis der Gravitationswirkung eine Erklärung des Geotropismus. Auch soll dieser Faktor keineswegs etwa als einziger die äußere Form und die Größe beeinflussender hingestellt werden [1]. Es ist damit nur ein bisher unbeachtet gebliebenes, meines Erachtens allerdings sehr wesentliches und bestimmendes Moment in den Gestaltungsprozessen erkennbar und damit weiteren eingehenderen Forschungen, Prüfungen und kritischen Erwägungen zugänglich geworden. Jedes tiefere Eindringen in das Studium der Natur, besonders der Physiologie, lässt ja erkennen, dass es in der Verwendung der gebotenen und möglichen Mittel hier keine Beschränkung, keine Einseitigkeit giebt, dass jeder Weg und jede Kombination gegebenenfalls ausgenützt wird, wenn sie zur Erreichung des nützlichen oder notwendigen biologischen Effektes führt. Man wird deshalb wohl stets überzeugt sein dürfen, dass eine Verallgemeinerung eines gerade aufgefundenen Modus nicht dem wirklichen, mannigfaltigen, natürlichen Geschehen entspricht. Gleichwohl sind wir durch die Art unserer Geistesthätigkeit in der exakten Naturerkenntnis darauf angewiesen, die Komponenten der oft verwickelten Bedingungskomplexe mühsam einzeln zu analysieren, um aus diesen analytisch gewonnenen Elementen durch geeignete geistige Synthese einen Einblick in das überreiche Getriebe der Natur zu gewinnen. — Dass man zunächst meist versucht, die Tragweite einer neu erkannten Komponente an möglichst vielen noch unaufgeklärten Erscheinungen zu messen und sie damit meist überschätzt, ist aber ebenso menschlich verständlich wie methodisch richtig und notwendig.

Wie andere Reizbarkeiten, so wird auch die Morphästhesie sowohl autonomen wie aitionomen [2]) Umstimmungen unterworfen sein. Licht und Schwerkraft, stoffliche und rein mechanische Einwirkungen, traumatische oder nutritive Reize [3]), überhaupt alle von C. Herbst als „morphogene Reize“ bezeichneten Einflüsse vermögen, soweit nicht auf anderem Wege, so indirekt durch Umstimmung der Formreizbarkeit zu besonderen Ausgestaltungen Anlass zu geben, wie auch Korrelationen durch ihre Vermittelung sich Geltung zu verschaffen vermögen. Das in Formempfindungen und Formreizen gegebene Formregulativ ist demnach kein so starres, unveränderliches wie die aus Gips, Formsand, Stein oder Metall gebildeten Formregulative (die Guss- und Stanzformen) der Technik. Es gestattet auf dem angedeuteten Wege den verschiedensten ökologisch bedeutungsvollen Faktoren maßgebenden Einfluss auf diejenige Organisation der Lebewesen zu nehmen, die wir ihre Form nennen.

Vorwiegend innerer Natur sind die Umstimmungen und Veränderungen, denen die Formreizbarkeit während der individuellen Entwickelung, von Stufe zu Stufe

1) Man denke nur u. a. an die von Herbst näher studierte Einwirkung der Skeletnadeln auf die Gestalt der *Pluteus*-Larven.

2) Im Gegensatz zu autonom; vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl.

3) Vergl. Vöchting, Physiol. der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 34 und Göbel, l. c. S. 396ff.

fortschreitend, gesetzmäßig unterworfen sein muss. Sie bedingt in ihrer, auch durch die zurückgelegten Schritte der Ausgestaltung und Volumzunahme selbst schon gegebenen schrittweisen Vervollkommnung zunächst die Ausgestaltung des Eies (wobei man also nicht mit Weismann ein ovogenes und ein Keimplasma zu unterscheiden braucht), wie später die verschiedenen Entwickelungsformen des Embryos und die verhältnismäßig einfachen Gestalten der Jugendformen, um schließlich zur Befähigung zu gelangen, die Endform mit Blüten und Früchten ins Leben zu rufen. Der von Göbel wiederholt betonte, auch in seinen oben citierten Sätzen Nr. 3 und 4 hervorgehobene Unterschied zwischen der embryonalen Substanz des Eies, des Embryos, der jungen und der alten Pflanzen einerseits, wie auch der zwischen den Dauergeweben verschieden alter Pflanzen bestehende andererseits, wäre nach der hier vertretenen Auffassung auf Kosten jener morphästhetischen Umstimmung zu setzen, mit der auch die Beobachtungen Göbel's, dass es unter Abänderung äußerer Kulturbedingungen gelingt an alten Pflanzen wieder die Jugendformen hervorzurufen [1]), besser harmonieren als mit der Beeinflussung der embryonalen Substanz durch die älteren Teile, durch eine vis a tergo. Auch Pfeffer erblickt in der Determination durch ältere, differenzierte Teile den Hauptfaktor für die spezielle somatische Ausbildung der äquipotentiellen, undifferenzierten, embryonalen Gewebe. Allzu bindend kann dieser Einfluss, der im übrigen nicht geleugnet werden soll, aber nicht sein, wie nicht nur die charakteristische Ausdifferenzierung der ältesten Organteile, die noch nichts gleichartiges vorfanden, sondern auch die Adventivbildungen und die namentlich von Göbel hervorgehobenen Umwandlungen eines Stamm-, Wurzel- oder Blattvegetationspunktes in den eines anderen Organes beweisen. Auch die im Laufe der individuellen Entwickelung eintretenden „Metamorphosen“ beweisen die verhältnismäßige Unabhängigkeit der Neubildungen von der Struktur der älteren Teile, aus denen sie hervorgehen. Wo Jugendformen an verstümmelten alten Pflanzen zum Vorschein kommen, zeigt sich dieselbe Unabhängigkeit; hier könnte man sich den korrelativen Einfluss der älteren Teile aber durch Verstümmelung eliminiert denken. — Der epigenetische Gestaltungsprozess hätte, unter der Annahme einer sich verändernden Morphästhesie, in der epigenetischen Vervollkommnung oder, allgemeiner gesagt, in der epigenetischen Veränderung der morphästhetischen Reizbarkeit seine Parallele bezw. seinen Grund [2]).

Es wird nicht überflüssig sein, schon an dieser Stelle kurz darauf hinzuweisen, dass das Lokalisationsproblem, das Driesch, im Zusammenhang mit dem Fehlen prästabilierter fixer Strukturen in „harmonisch-äquipotentiellen Systemen“, vor-

---

1) Göbel, Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. mathem.-physikal. Klasse der k. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XXVI, 1896, Heft III, S. 447ff.

2) Vergl. auch S. 287. — Auf die Anlagenhypothesen übertragen, würde das so viel heißen, dass auch die „Anlagen“ selbst sich epigenetisch erst aus einer überkommenen einfacheren entwickeln und noch nicht alle als solche im Ei vorhanden sind. Wenn Reinke in seiner Einleitung in die theoretische Biologie S. 388 sagt: „Die unbestrittene Thatsache, von der wir ausgehen müssen, ist die Sammlung der „Anlagen“ in der Keimzelle“ . . . oder S. 389, „dass die Eigenschaften einer Generation erst zu den Anlagen der Keimzelle verdichtet werden, um sich aus dieser dann wieder zu entfalten,“ so macht er den modernen Einschachtelungshypothesen hier eine Konzession, die seine Dominantenlehre nicht verlangt. Die von Stufe zu Stufe zu beobachtende Steigerung der morphogenen Fähigkeiten bei der Ontogenese scheint mir im Gegenteil eine stufenweise Vervollkommnung im Ausbau des Dominantensystems zu beweisen. Operiert man hier mit präexistierenden angesammelten „Anlagen“, dann müsste man wieder Anlagen zweiter Hand annehmen, die jene ersteren in der richtigen Reihenfolge, wie sie die Ontogenese fordert, zur Entfaltung zulassen, für diese wieder Anlagen dritter Hand und so fort.

nehmlich zu dem Auskunftsmittel neovitalistischer bezw. autonomistischer Auffassung die Zuflucht nehmen ließ, auf Grund der durch Oberflächenkräfte vermittelten Formreizbarkeit auch als Auslösungsphänomen verständlich wird. In der bestimmt variablen, vom Organismus auf das Ei, wie von diesem auf dessen isolierte Teilstücke (Blastomeren) mit ihrem Organ, der Hautschicht, übergehenden morphästhetischen Reizbarkeit ist das „intensiv Mannigfaltige" gegeben, das Driesch bei dem Fehlen des „extensiv Mannigfaltigen" im Ei, nämlich einer prästabilierten, fixen, komplizierten Maschinenstruktur (bei der ihm Lokalisation nur mechanistisch denkbar erscheint, die aber durch Versuche negiert wird) fordert. (H. Driesch, Zwei Beweise für die Autonomie von Lebensvorgängen. Verhandl. V. Internat. Zool.-Kongresses, Berlin 1901, S. 9 S.-A.) — Indem mir der Vitalismus für die Erklärung der hier betrachteten Gestaltungsvorgänge entbehrlich zu sein scheint, muss ich hier auch Driesch's zweiten Beweises für den Vitalismus gedenken (Driesch l. c. S. 5). Er geht aus von „äquipotentiellen Systemen mit komplexen Potenzen" und den dreidimensional spezifizierten Maschinensystemen, die ihnen bei „mechanistischer, materialistischer" Denkweise zu Grunde gelegt werden müssten. Indem ihm eine Teilung einer solchen Maschinenstruktur in typisch gleiche Teile unmöglich erscheint, scheint ihm auch die „mechanistische" (im Gegensatz zur „vitalistischen") Auffassung an sich unmöglich gemacht: „Denn ebensowenig wie eine beliebige ebene Figur durch eine Linie geteilt werden kann, so dass jedes der Teilstücke dem Ganzen proportional bliebe, ebensowenig, ja man möchte beinahe sagen, noch weniger, kann ein dreidimensional typisch spezifiziertes zusammengesetztes Formgebilde dem Typischen nach ganz bleiben, wenn es geteilt wird." Driesch stellt sich dabei die Teilung wohl zu einseitig vor. Gerade eine kreisrunde, körperlich dreidimensionale Scheibe lässt sich, der Forderung entsprechend, typisch teilen, während dies bei einer zweidimensionalen Figur, dem Kreis, nicht möglich ist. Die kreisförmige Scheibe kann durch den Kreisflächen parallel geführte Spaltung sehr wohl in typisch gleiche Teile zerlegt werden, wie auch ein dreidimensionales Gerüst, allerdings nicht durch einen ebenen Schnitt, aber durch entsprechende Spaltung der einzelnen Gerüstteile typisch geteilt werden kann. Die Natur selbst führt dieses Experiment geradezu millionenfältig vor unseren Augen bei den Kernteilungen aus, indem das dreidimensionale Kernfadengerüst durch Längsspaltung der Chromosomen typisch auf das Genaueste geteilt wird und so von einem Mutterkern auf ungezählte Tochterkerne übergehen kann.

Da grundsätzlich in jeder besonderen Zuständlichkeit das Auslösungsmoment für verschiedenartigstes Reaktionsgeschehen gegeben sein kann (wenn auch nicht muss), so dürfte es heute wohl ebenso schwierig sein, einen Beweis für den Vitalismus beizubringen, wie es ehedem undenkbar schien ohne denselben auszukommen[1]).

Die zumal von Roux, Driesch und anderen Forschern wiederholt festgestellte, ebenso interessante wie erkenntnistheoretisch bedeutsame Thatsache, dass das Endziel der Gestaltung nach störenden Eingriffen auf verschiedenen Wegen bezw. Umwegen erreicht werden kann, eine Thatsache, die Driesch als „äquifinale Regulation" bezeichnete, ist durch die Annahme einer Entfaltung präexistierender Anlagen ebenso schwer zu verstehen wie durch die Vorstellung einer maßgebenden Determination seitens älterer Teile; es wäre wenigstens nicht ohne weiteres einzusehen, wieso die Entwickelungsvorgänge, trotz ihrer Abweichung vom Normalen doch auf dasselbe Endziel hinarbeiten sollten und nicht vielmehr, eben durch ihre Abweichung, zu abweichenden Ergebnissen führen. Unter dem Einfluss der auf einen bestimmten Ruhezustand hinarbeitenden Formreizbarkeit wird das morphogene Endziel aber

---

1) Vergl. hierzu das Referat von W. Ostwald über Driesch's Autonomiebeweise in den „Annalen der Naturphilosophie", I. Bd., S. 96—97, auch Bütschli, Mechanismus und Vitalismus etc. l. c.

ebenso sicher auf verschiedenen Wegen erreicht werden können, wie auch die heliotropische oder geotropische Ruhelage auf verschiedenen Wegen schließlich erreicht werden kann. Mit dem Regulativ ist die Finalität[1]) gesichert in einer Art prospektiver Kausalität, während durch die gewöhnlich betrachtete, die retrospektive Kausalität, das bestimmte Endziel nur durch Zufall oder durch Selektion adaptierter Kausalverbindungen erreicht werden könnte[2]), wobei Entgleisungen irreparabel sein müssten, während mittels der „prospektiven Kausalität“ final wirkende Regulative den entgleisten Entwickelungsgang dem Endziel trotzdem so nahe wie möglich bringen werden[3]).

Die, die Morphästhesie vermittelnden Oberflächenkräfte können nur in der, den Protoblasten außen begrenzenden Hautschicht ihren Sitz haben. So führen also Beobachtungen und Betrachtungen, welche von ganz verschiedenen Gesichtspunkten ihren Ausgang nehmen, gleichsinnig auf die maßgebende Bedeutung der Hautschicht hin[4]) als demjenigen Organ des Protoblasten, das als der eigentliche Sitz der Gestaltungsdominanten anzusehen ist.

Die regulative Einwirkung der Formreizbarkeit auf die Erreichung eines bestimmten Endzieles, einer bestimmten Form, ermächtigt uns aber zu dem methodisch außerordentlich wichtigen Schritte, die definitive Gestalt des fertigen Organismus oder Organs (bezw. die dabei herrschenden speziellen

---

1) Ueber Finalität und Kausalität vergl. auch Reinke, Theoret. Biologie Kapitel X und XI.

2) Vergl. auch Bütschli, Mechanismus und Vitalismus l. c. S. 15.

3) Eine knetbare Masse, die in eine Form gepresst wird, kann in der verschiedensten Weise vorbearbeitet werden, sie wird, in die Form gepresst, schließlich stets dasselbe liefern. Läge aber in einem Bearbeitungsstadium lediglich die retrospektive Ursache des folgenden, wie das für die aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien der Organismen so oft behauptet wird, so wäre die Erreichung der gleichen Endform auf verschiedenem Wege, beim Ueberschlagen oder der Veränderung einer Mittelform, wohl ausgeschlossen.

4) Wie weiter oben, gelegentlich der Besprechung der Formspannung und des morphologischen Ruhezustandes auf gleichsam instinktiv konzipierte Parallelvorstellungen Vöchting's, Reinke's und Bütschli's hingewiesen werden konnte, so liegt auch hier bereits eine bemerkenswerte Parallelvorstellung Pflüger's vor, dahingehend, dass die oberste Molekularschicht die morphogenen Vorgänge beherrscht. In dieser Beziehung äußert sich Pflüger (Ueber den Einfluss der Schwerkraft etc. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXII, 1883, S. 65 S.-A.), allerdings von anderen Erwägungen ausgehend, wie folgt: „Die ordnende Kraft ist aber eine Molekularkraft, die (nach Amputationen) von der lebendigen Substanz des Stumpfes aus nicht in die Ferne wirken kann“ . . . Nachdem ausgeführt ist, dass die Neuorganisation der hinzukommenden Schichten von dem chemischen Zustande in der Oberfläche abhänge, heißt es weiter: „Weil also die oberflächlichste Lage der in der Wundfläche liegenden lebendigen Moleküle, eine fast unwägbare kleine Menge von Substanz, das ganze Glied mit mathematischer Notwendigkeit erzeugt, sehr analog wie ein Schneeflöckchen eine Lawine bildet, und weil dies für alle Glieder gilt, so ist nicht schwer, sich zu denken, dass von einer sehr viel kleineren Oberfläche, etwa einem Ellipsoide aus, sich der ganze Rumpf und Kopf erzeugen kann, wenn der Oberfläche hinreichendes Nährmaterial zugeführt wird.“

Spannungszustände) gewissermaßen als Faktor in die Entwickelungsvorgänge in dem Sinne einzuführen, wie etwa die Richtung der Schwerkraft und des Lichts in die heliotropischen und geotropischen Bewegungsvorgänge[1]). So lange sie nicht erreicht ist, arbeiten regulative Formreize auf sie hin; wir werden davon in den weiteren Betrachtungen der Akrogenese alsbald Gebrauch zu machen haben.

Es war weiter oben darauf hingewiesen worden, dass die Ansammlung embryonalen Plasmas unter der fortwachsenden Spitze nicht mechanisch durch die Form des Zellschlauchs bedingt sei, sondern sich nur in fortwachsenden oder die Akrogenese neu aufnehmenden Spitzen oder sonstigen Organteilen (Fiederspitzen, Fiederbasen u. s. w.) finde. Ueberall da, wo neue Vegetationspunkte der Lage und den Umständen nach entstehen, sammeln sich unter der Hautschicht derartige Massen embryonalen Plasmas an. Es ist sowohl bei *Bryopsis* wie bei *Caulerpa* und anderen Siphoneen festzustellen, dass sie dabei nicht das Primäre, Bedingende für den neuen Vegetationspunkt sind, sondern erst allmählich und nachträglich da angesammelt werden, wo neue Vegetationspunkte entstehen. Besonders bei *Bryopsis* sind diese Stellen vorausbestimmt und schon zu erkennen, bevor embryonales Plasma sich allmählich dort zeigt. Auch sonst treten die Anfangsstadien adventiver Vegetationspunkte bei den Siphoneen an Orten auf, wo anfänglich noch strömendes somatisches Plasma vorhanden ist. Auch bei Außerdienststellung eines Vegetationspunktes sieht man die Ansammlung embryonalen Plasmas erst allmählich und nachträglich verschwinden. So ist nicht allzuselten bei *Bryopsis*, auch bei *Derbesia*, zu beobachten, dass der Vegetationspunkt seine Thätigkeit aus unbekannten Gründen einstellt und in der Nähe sich die Membran zu einem neuen Vegetationspunkt bereits vorzuwölben beginnt, während die Hauptmasse des embryonalen Plasmas noch unter dem eben erlöschenden Vegetationspunkt sich befindet. Der betreffende Vegetationspunkt wird also nicht deshalb unthätig, weil ihm das embryonale Plasma verloren geht, sondern das letztere geht erst sekundär verloren, nachdem der betreffende Punkt durch irgendwelche Eingriffe oder Verhältnisse seine akrogenetische Thätigkeit eingestellt hat.

Es ist also ganz augenscheinlich die in morphogene Thätigkeit eintretende oder in dieser begriffene Hautschicht, welche die

1) Die Gestaltungsvorgänge sind ja ebenfalls bestimmte Bewegungserscheinungen der lebendigen Substanz, die man als „plastische Bewegungen" solchen anderer Art gegenüberstellen kann. Bereits Hofmeister (Pflanzenzelle S. 125) hat Wachstum- und Gestaltungsvorgänge am Vegetationspunkt mit Plasmabewegungen verglichen wie sie den Myxomyceten-Plasmodien eigentümlich sind.

Ansammlung der dichten embryonalen Plasmamasse bewirkt und erhält, indem von ihr Reize auf das bei Adventivbildungen zunächst somatische Plasma ausgehen, die ihm den embryonalen Charakter aufprägen und seine Beweglichkeit dabei herabsetzen.

Es ist von Interesse, dass ganz ähnliche lokale Anhäufungen eines chlorophyllkörperfreien dichten Plasmas, wie sie normalerweise an Vegetationspunkten sich finden, auch unter anderen Verhältnissen hervorgerufen werden. Wird eine Siphonee in einem somatischen Teile ihres Vegetationskörpers verletzt, so folgt dem Zurückweichen des somatischen Plasmas, unmittelbar nach der Verwundung, alsbald ein Zuströmen und eine Ansammlung dichten körnigen Plasmas an der Wundstelle, wobei sich ähnliche Inversionsverhältnisse, das Zurückbleiben der Chlorophyllkörper, das Eintreten zahlreicher Kerne in die körnige Plasmamasse u. s. w. geltend machen wie an den normalen Vegetationspunkten und wobei die traumatische Plasmaansammlung, je nach Umständen, dauernd embryonalen Charakter beibehalten kann, oder nach Heilung der Wunde wieder zur normalen somatischen Beschaffenheit mit normalen Lagerungsverhältnissen zurückkehren kann. Wo am Orte der Verletzung ein neuer Vegetationspunkt entsteht, da findet die akute traumatische Plasmaansammlung so unmittelbar in der bleibenden akrogenetisch-embryonalen ihre Fortsetzung, dass ein Unterschied zwischen beiden nur künstlich und widernatürlich zu statuieren wäre. Die embryonale und die traumatische Plasmaansammlung sind genetisch und biologisch nahe verwandte Erscheinungen. Diese Verwandtschaft ist um so intimerer Natur, als nach den oben kurz auseinandergesetzten Vorstellungen über Formempfindung und Formreize der Organismen die traumatische und die akrogenetische Ergänzungsthätigkeit auch in gewisser verwandtschaftlicher Beziehung zueinander stehen. Bereits oben wurden die akrogenetisch sich ergänzenden Pflanzen als „offene“, unfertige Gestaltbildungen bezeichnet, die sich erst im Laufe des postfötalen Lebens allmählich ergänzen und zur geschlechtsreifen Form vervollständigen. Zu derselben Auffassung führt die morphästhetische, die fertige Gestalt als angestrebte Ruhelage annehmende Betrachtung: Der Vegetationspunkt einer Pflanze bedeutet hierbei eine noch bestehende Lücke in der Ausgestaltung der Pflanze — gleichsam wie die Scheitelzelle nach Sachs eine Lücke im Zellnetz darstellt. Diese natürlich gegebene organische Lücke ist aber doch als morphästhetischer Reizfaktor vergleichbar mit der in der Gestaltung traumatisch hergestellten Lücke. Wie an letzterer die Ergänzungsthätigkeit akut einsetzt und verläuft, so wird sie an den Vegetationspunkten im akrogenetischen Ergänzungsprozess stetig

unterhalten und weitergeführt. Bei diesen Berührungspunkten, wie sie die morphästhetische Betrachtungsweise für scheinbar heterogene Vorgänge erkennen lässt, ist die Heranziehung der gleichen Reaktionsmittel, nämlich invers gelagerter, dichter, körniger Plasmamassen an der Ergänzungsstelle, nicht mehr auffallend.

Der hier den akrogenetischen Entwickelungsvorgängen gegenüber eingenommene Standpunkt stellt sie den Regenerationsvorgängen als eine besondere Form der Ergänzungsthätigkeit an die Seite. Die Ergänzungsthätigkeit verläuft bekanntlich je nach dem Ort, der Zeit, dem Organ, der spezifischen Veranlaguug des Organismus und je nach anderen Komponenten ihres Bedingungskomplexes verschieden, so dass die kritisch-systematische Betrachtung der Ergänzungsvorgänge bereits eine eigene Nomenklatur zur Kennzeichnung der verschiedenartigen Wege derselben aufstellen musste. Nach dem, was oben über die Formreizbarkeit (S. 406) gesagt wurde, lässt sich die Verschiedenheit der erfolgenden Reaktionen bei verschiedenen Organismen und unter verschiedenen inneren und äußeren Bedingungen, verstehen, auch der Umstand, dass sie an bereits alten differenzierten Fragmenten in anderer Weise verlaufen muss als an jüngeren oder an Eizelle und Fötus (vergl. Göbel, Ueber Regeneration l. c. S. 487 und die zoologisch-anatomische Litteratur über Regenerationen, Regulationen, Reparationen, Heterogenese u. dergl.). Schon früher hatte ich betont (Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen, Bonn 1900 l. c. S. 4), dass die ontogenetische Entwickelung unter dem Gesichtspunkte der Regeneration betrachtet werden könne; in seiner Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901, S. 353 ff. fasst auch Reinke, ebenso Morgan in seiner Regeneration 1902, die ontogenetischen Entwickelungsvorgänge als Regenerationen auf. Man könnte diese Auffassung als eine rein formale Wortspielerei beiseite schieben, da es sachlich doch auf dasselbe hinauskomme, ob man die beobachteten Veränderungen als Entwickelung oder als Regeneration bezeichnet. Aber abgesehen davon, dass es für unser Verständnis methodisch nicht ganz gleichgültig ist, ob wir die Eizelle zum Ausgangspunkt machen, wobei der Weg, den die Eizelle zum fertigen Organismus zurücklegt, sich als ein neu zu findender darstellt und als solcher erklärt zu werden verlangt, oder ob dieser Weg sich als ein im Laufe der Generationen millionenfach wiederholter Rückweg darstellt[1]), ist es, wie oben (S. 409) erwähnt, sachlich gerechtfertigt, das Endstadium des Gestaltungsprozesses in die plastischen Bewegungsvorgänge der embryonalen Gewebe als Regulativ, d. h. durch prospektive Kausalität wirkend, einzuführen. Damit ist die hochentwickelte Endform, und nicht wie früher das rudimentär organisierte Ei, als Norm für die Entwickelungsgeschichte gegeben[2]); letztere wird thatsächlich zu einem Kapitel der Regenerationserscheinungen. In der Regeneration nach Verstümmelungen läge danach also nur ein mehr oder minder vollkommen erhalten gebliebener Rest der ontogenetischen Regenerationsfähigkeit vor, wobei das Ergebnis nicht immer in der Weise reguliert wird und garantiert ist, wie in der von einheitlicherem Ausgangspunkt ausgehenden, regelmäßig wiederholten und daher auch der selektiven Regulation mehr ausgesetzten Ontogenese selbst.

Wenn somit die embryonale Plasma-Ansammlung, gleich der traumatischen, nur eine Folge-Erscheinung und nicht, wie man das sonst annahm, das ursächliche, treibende Moment der morphogenen

1) Als Beleg dafür könnte darauf hingewiesen werden, dass man die Erklärung der Regenerationserscheinungen nicht mit so zahllosen Hypothesen zu erreichen suchte, wie man sie für die Erklärung der Entwickelung aus dem Ei aufzustellen für nötig hielt.

2) Vergl. u. a. auch Driesch l. c. und Rádl, Ueber die Bedeutung des Prinzips v. d. Korrelation etc. Biol. Centralbl. 21. Bd., 1901. S. 589.

Bethätigung ist, wenn die Initiative vielmehr in der durch Formreize morphogen aktivierten Hautschicht zu suchen ist, die dem mit ihr in Berührung stehenden Plasma den embryonalen Charakter erst aufprägt, dann erhebt sich die neue Frage, welche Bedeutung dem embryonalen Plasma in den Vegetationspunkten und anderwärts denn nun eigentlich zuzuschreiben ist? Wenn auch bezüglich der Physiologie des embryonalen Plasmas noch keine exakten Erfahrungen oder Untersuchungen vorliegen, so lässt sich doch aus bekannten Erscheinungen und Eigenschaften wenigstens annähernd das Gebiet angeben, auf dem seine Bedeutung für die Entwickelungsvorgänge wohl beruhen wird oder kann. Es ist bekannt und leicht festzustellen, dass das somatische Plasma, zumal das der chlorophyllführenden Zellen, in Bezug auf Nährstoffe vornehmlich produktiv bezw. liefernd thätig ist. Es verbraucht, und zwar fast ausschließlich zu seiner Erhaltung auf dem status quo ante, nur geringe Nahrungsmengen für sich. Der Ueberschuss der von außen aufgenommenen oder selbst produzierten (oder weiter zubereiteten Nahrung wird, wie beispielsweise die Kohlehydrate, secerniert und abgegeben. Ganz anders das embryonale Plasma. Es produziert und liefert keine Nahrung, giebt aufgenommene nicht an andere Gewebe ab, sondern konsumiert lediglich, indem es seine Substanz — im Gegensatz zu dem sich nicht wesentlich vermehrenden, sondern oft sich verzehrenden somatischen Plasma — auf Kosten der konsumierten Nährstoffe entsprechend vermehrt[1]). Das embryonale Plasma, das gleichsam auf dem somatischen schmarozt, repräsentiert das eigentliche Vermehrungsstadium der plasmatischen Substanz; die embryonalen Gewebe sind mit ihrem dichten, verhältnismäßig wasserarmen Plasma die eigentlichen Bildungsherde der Plasmamasse. Da bei der Akrogenese stets Plasma für die Neubildungen gebraucht und verbraucht wird, so ist der durch seine vorwiegende Konsumptionsfähigkeit und Vermehrungsthätigkeit ausgezeichnete embryonale Zustand (vgl. S. 325) dort ein unabweisbares Bedürfnis[2]). Embryonales und somatisches Plasma sind zweierlei Zustände des Plasmas, denen u. a. verschiedene Fähigkeiten bezüglich der Ernährung und der Vermehrungsfähigkeit innewohnen. Das embryonale Plasma ist dadurch bei anhaltender Gewährung seiner

1) Wie die Uebergangsformen zwischen embryonalem und somatischem Plasma schon lehren, handelt es sich hier nicht etwa um stets scharf gezogene und durchgeführte Grenzen, sondern zum Teil nur um ein Ueberwiegen des einen oder des anderen Verhältnisses zur Nahrung und Selbstvermehrung. Dies ist für die Beurteilung derjenigen einfachen Formen, die keine räumliche Arbeitsteilung zwischen embryonalem und somatischem Gewebe zeigen (s. S. 326), zu berücksichtigen.

2) „Die Dauerprozesse müssen Hunger haben.“ (Roux, Selbstregulation, Arch. f. Entw.-Mech. 1902, Bd. XIII, S. 616, 617.)

Funktionsbedingungen in steter Neubildung begriffen wie ein ständig unterhaltenes Feuer; es befindet sich in einer Art Lebensthätigkeit, die in sich Altersveränderungen und Rückständigkeit ausschließt und es kann in der That in gewissem Sinne als unsterblich bezeichnet werden, was für Vegetationspunkte, die oft tausende von Jahren wachstumsthätig bleiben, von bedingender Bedeutung ist. Das Embryonalwerden somatischen Plasmas ist also ein Prozess, der letzteres den somatischen Altersveränderungen entzieht, der demnach wohl auch als eine Art physiologischer „Verjüngung" bezeichnet werden kann.

In den Vegetationspunkten cellulärer Pflanzen müssen innerhalb der einzelnen Zellen sämtliche plasmatischen Organe in derartiger Vermehrungsthätigkeit begriffen sein, neben dem Cytoplasma also Kerne und Chromatophoren. Bei den Siphoneen ist dies nicht notwendig und in der That sieht man die Chloroplasten hier nicht auf die Vermehrung im embryonalen Plasma angewiesen[1]); sie dringen, wie erwähnt, gar nicht in dasselbe vor, teilen sich im somatischen Plasma und werden durch die Plasmaströme hinter der Spitze her nachgeschoben. Ihre Anwesenheit an der hinteren Fläche der embryonalen Kappe beweist und bestätigt andererseits also noch einmal die oben beschriebenen, in die Kappe vordringenden somatischen Plasmaströme[2]). Wären letztere nicht vorhanden, dann müsste, besonders bei energischer Akrogenese, d. h. starkem Zuwachs, der

1) In allen cellulären Pflanzen enthalten auch die jüngsten Zellen des Vegetationspunktes, zumal auch die Scheitelzelle, Chloroplasten oder, wie zumal bei höheren Pflanzen, Leukoplasten, die A. F. W. Schimper (Untersuchungen über d. Chlorphyllkörper und homologe Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, S. 25) phylogenetisch von echten Chloroplasten ableitet und als „Degradationsformen" der letzteren bezeichnet. Wie hier die Chloroplasten im embryonalen Gewebe Degradationserscheinungen zeigen, so kann auch die ganze Sexualzelle als ein, zur Ermöglichung sexueller Vermischung degradiertes Individuum aufgefasst werden.

2) In nichtcellulären Pflanzen muss die Stoffleitung und Stoffspeicherung in anderer Weise bewirkt werden als in cellulären Gewächsen, wo durch die mit Hautschichten umhüllten Kammern Etappen der Wanderung und Speicherung auf dem Wege nach den Verbrauchsorten gegeben sind. Diese Art Stufenleiter polar funktionierender Etappen für die Stoffbewegung geht den Nichtcellulären, mit nur einer Hautschicht und einer Vakuolenwand, deren beider Bedeutung für den Stoffwechsel Pfeffer bekanntlich nachgewiesen hat, ab. Die Stoffzu- und -Abfuhr wird hier im Sinne de Vries' (vgl. besonders Janse, Die Bewegungen des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 21, Heft 2) durch bestimmt gerichtete Plasmaströmungen vermittelt. Behufs Stoffzufuhr zu der embryonalen Plasmamasse in der Spitze müssen sich also, auch aus diesem Grunde, Ströme somatischen Plasmas dorthin ergießen. Eine Zufuhr der Stoffe scheint dort, nahe der Spitze, selbst nach dem Zellsafte hin zu erfolgen, denn man sieht die prächtig blau fluoreszierenden Reserveproteïnstoffe des Zellsaftes (Die geformten Proteïne im Zellsafte von *Derbesia*, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges 1899, Bd. XVII, S. 303) vornehmlich unter dem Scheitel, trotz des Verbrauchs dort, angehäuft.

hier auf die eigentliche Spitze so gut wie beschränkt ist, hinter der embryonalen Kappe eine mehr oder minder große chlorophyllfreie Zone vorhanden sein, in der sich nur die Abkömmlinge der embryonalen Masse, Plasma und Kerne, befinden könnten; auf keinen Fall könnten sich dann aber Chloroplasten auf der hinteren Fläche der embryonalen Kappe selbst vorfinden.

Dass die Bedeutung des ausgesprochen embryonalen Zustandes des Körnerplasmas vornehmlich auf der intensiven Vermehrung und damit auf der raschen Lieferung des plasmatischen Baumaterials für die Neubildungen beruht, nicht aber in der Beherrschung und Leitung der eigentlichen morphogenen Thätigkeit selbst, geht meines Erachtens auch aus der Thatsache als sehr wahrscheinlich hervor, dass keineswegs in allen akrogenetisch thätigen Scheiteln sich derartige Ansammlungen vorfinden. Bei langsam wachsenden Siphoneen, bei denen es nicht auf eine intensive Vermehrung des Plasmas am Scheitel abgesehen ist, so beispielsweise bei den *Valonien*, aber auch bei vielen Pflanzenhaaren, fehlt eine derartige Kappe dichten embryonalen Plasmas am Vegetationsscheitel gänzlich oder fast gänzlich, während sie dort am stärksten vertreten ist, wo es beim Wachsen gleichzeitig auf eine starke Plasmavermehrung und -Lieferung für die neu entstehenden Teile ankommt. Dementsprechend sind auch in plasmaarmen Siphoneen die embryonalen Plasmakappen dünner und beweglicher als in plasmareichen Pflänzchen gut beleuchteter Standorte. Wäre die Anhäufung dichten embryonalen Plasmas von prinzipieller morphogener Bedeutung, dann dürfte sie auch am Vegetationsscheitel einer *Valonia* nicht fehlen oder doch nicht auf ein Minimum reduziert sein, wie es dem geringen Vermehrungsbedürfnis in diesem Falle aber entspricht.

Es ließe sich aber noch ein weiteres Moment für die hier — in Ermangelung exakterer Erfahrungen — als wahrscheinlich hervorgehobene Bedeutung des embryonalen Plasmas anführen. Es wurde weiter oben darauf hingewiesen, dass das in embryonalem, d. h. dichtem, wasserärmerem, körnigem Zustande befindliche Plasma befähigt sei auf den somatischen Teilen, die durch ihren Zustand vom Wettbewerb um den Nahrungsüberschuss ausgeschlossen sind, zu schmarotzen[1]). Man müsste deshalb erwarten, dass, falls der hier vermutete Zusammenhang zutrifft, bei den auf parasitische Ernährung angewiesenen Pflanzen das Plasma, zumal das der Haustorien, in einem ähnlichen Zustande gegenüber dem somatischen

1) Besonders deutlich wird dieses Verhältnis, wenn ältere somatische Teile von den Gipfelteilen, bei spärlich fließender Nährstoffquelle, geradezu bis zum Absterben ausgesogen werden, wie das z. B. bei *Cuscuta*-Keimlingen und anderen im Hungerstadium befindlichen Pflanzen oder auch normaler Weise, bei der vegetativen Vermehrung anderer, vorkommt.

Gewebe des Wirts sich befinden müsse, da es mit den, allerdings entfernteren, embryonalen Geweben des Wirtes in Wettbewerb zu treten hat. In der That zeigen die in voller Nahrungsaufnahme begriffenen Haustorien, solange es auf Vermehrung ihres Plasmas, nicht auf bloße Leitungsfunktionen, wie später, ankommt, sowohl bei Phanerogamen als bei Kryptogamen, in den parenchymatischen Zellen eine entsprechende Beschaffenheit ihres plasmatischen Inhalts mehr oder weniger deutlich ausgeprägt[1]). Hier findet sich fast durchgängig ein dichtes, lichtbrechendes, körniges Plasma von etwa ähnlicher Beschaffenheit wie das embryonale, auch dort, wo die Haustorialzellen bereits große Vakuolen enthalten also längst über das eigene embryonale Stadium hinaus sind. Auch die kryptogamischen Parasiten werden vornehmlich kraft der embryonalartigen Beschaffenheit ihres Plasmas auf ihren Wirten schmarotzen und es kann hiermit recht wohl zusammenhängen, dass die embryonalen Gewebe des Wirtes, die doch die ergiebigsten Nährstoffquellen für die Parasiten abgeben würden, von letzteren so gut wie ganz verschont bleiben. Das embryonale Gewebe hat durch seine rein egoistische Ernährungsthätigkeit eben selbst eine Konsumptionskraft, der gegenüber der Parasit, wenn nicht ohnmächtig, so doch viel weniger überlegen ist als gegenüber dem altruistisch ernährungsthätigen somatischen Plasma.

Es sind bei den Parasiten offenbar zwei biologische Typen insofern zu unterscheiden, als die einen mit bezw. in ihrem Wirte weiterwachsen und neue, noch unausgenutzte Teile befallen wie u. a. die *Cuscuta*-Arten. Andere siedeln sich nur lokal an, wie die *Orobanchen*, *Plasmodiophora* u. a., und sind darauf angewiesen, dass ihnen der Wirt selbst die erforderlichen Nährstoffe zuführt. Es hat den Anschein, als ob diese Parasiten über das Geheimnis verfügten, ähnlich der morphogen thätigen Hautschicht, dem somatischen Plasma, das mit ihnen in Berührung kommt, embryonalen Charakter aufzuprägen.

Indem die infizierten Wirtszellen unter ihrem Einfluss zum Teil mit embryonal werden, füllen sich dieselben mit Plasma reichlich an, ziehen Nährstoffe aus den somatischen Teilen herbei, vermehren sich, indem sie auf Kosten der letzteren zu geschwulstartigen Wucherungen (Gallen) hypertrophieren, um dann schließlich dem Parasiten, der die Schwächung und Tötung durch ausgeschiedene Gifte in der Hand hat, zum Opfer zu fallen. Das be-

1) Man vergleiche dazu u. a. die Abbildungen von G. Peirce: On the Structure of the Haustoria of some Phanerogamic Parasites. Ann. of Botany Vol. VII, Nr. XXVII 1893, Pl. XIII, XIV, XV. Peirce: A contribution to the Physiology of the Genus Cuscuta Ebda Vol. VIII, 1894, Pl. VIII. und L. Koch, Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., XX. Bd., 1888, Taf. I.

fallene Organ wird auf Kosten der anderen Teile des Wirts dadurch gleichsam zur Mast veranlasst, bevor es vom Parasiten verzehrt wird. Auch bei dem *Cuscuta*-Typus scheinen derartige Einflüsse auf das Wirtsplasma, wenigstens unter gewissen Umständen, nebenher zu gehen. — Es ist mit dem embryonalen Zustande der Wirtszellen hier sicher nicht auf eine morphogene Thätigkeit, sondern ganz speziell auf eine plasmatische Substanzvermehrung abgesehen.

Auch tierische Parasiten, wie beispielsweise Wurzel-Aelchen, besitzen jene Fähigkeit das somatische Plasma der befallenen Organe mehr oder weniger zu „embryonalisieren“ und es dadurch zu einer bis zur Hypertrophie getriebenen Selbsternährung und Selbstvermehrung vor der schließlichen Aufzehrung zu veranlassen. Es könnte hier auch an die Carcinome, die Krebsgeschwüre, erinnert werden, deren „embryonaler“ Charakter ja oft genug hervorgehoben wurde und geradezu zu der Hypothese Anlass gegeben hat, es könne sich dabei um zurückgebliebene, erst später aktivierte Herde embryonalen Gewebes handeln, eine Möglichkeit, die durch den malignen, durchaus nicht embryogenetischen Charakter des Carcinoms und seinen Zerfall wohl völlig ausgeschlossen ist und nur in Betracht gezogen werden konnte, weil man eine im Dienste der Embryogenese stehende ernährungsphysiologische Nebenerscheinung mit jener in einen zu direkten kausalen Zusammenhang brachte.

In der offenbaren Konsumptions- und Vermehrungsthätigkeit des Embryonalplasmas, des weiteren in den traumatischen Plasmaanhäufungen, in dem Fehlen bezw. der schwachen Ausbildung der embryonalen Plasmakappen an den Vegetationsscheiteln von *Valonien*, gewissen Trichomen und anderen Pflanzenteilen, die keine intensive Plasmavermehrung verlangen, in dem oben (S. 328) schon betonten „embryonalen“ Charakter des durchaus nicht morphogen bezw. embryogen thätigen, bloß absterbende Korkschichten liefernden Kork-Kambiums, in dem embryonalen Charakter des Plasmas vieler Parasiten (Pilze, Bakterien) und in der Fähigkeit anderer das somatische Plasma gleich der morphogen thätigen Hautschicht zu ernährungsphysiologischen Zwecken zu „embryonalisieren“, ist eine Reihe gleichsinniger Hinweise gegeben, die auch trotz des Fehlens spezieller experimenteller Forschungen die Annahme nahelegen, dass der ausgesprochene sogenannte „embryonale“ Zustand des Plasmas mit der Embryogenese nur so viel zu thun hat, als er für die intensive Vermehrung der Plasmamasse und die Lieferung der erforderlichen lebendigen Substanz für die Neubildungen sorgt. Tritt er doch unabhängig von der Embryogenese ein, wenn es sich bei ganz anderen Gelegenheiten ebenfalls um Plasmavermehrung handelt und fehlt er doch auch in der Akrogenese selbst mehr oder weniger, wenn die intensive Vermehrung dabei entbehrlich

ist! Andererseits deutete auch die oben erwähnte nachträgliche Heranziehung oder Bildung dieses „embryonalen“ Plasmas und seine mögliche Wanderung unter den morphogenen Bildungsstätten her auf seine untergeordnete Bedeutung für die morphogenen Prozesse bereits in bemerkenswerter Weise hin.

Das Ergebnis aus allen diesen Beobachtungen und Betrachtungen muss also lauten: Der Sitz der morphogenen Thätigkeit, der Gestaltungsdominanten, ist lediglich die Hautschicht des embryonalen Organs. Die unter ihr angesammelte und durch von ihr ausgehende Reize in embryonalem Zustande erhaltene Plasmamasse vermittelt vornehmlich die Lieferung des plastischen Materials durch seine intensive Konsumptions- und Vermehrungsthätigkeit; sie ist der Sitz der eigenartigen Ernährungs- und Vermehrungsdominanten. Wollte man einen Vergleich aus dem täglichen Leben heranziehen so könnte man also sagen: Die Hautschicht ist der eigentliche Baumeister und Bauleiter des morphologischen Aufbaus; die embryonale Plasmamasse vermittelt dabei nur die Zubereitung und Lieferung des geeigneten Materials. Damit ist ihre Bedeutung ebenso sehr gewürdigt als auch andererseits eingeschränkt.

Da der „embryonale“ Charakter des Plasmas, wie gezeigt wurde, auch an Orten und bei Gelegenheiten auftritt, wo es sich durchaus nicht um embryogene Thätigkeit handelt, andererseits aber selbst in der Embryogenese (bezw. Akrogenese) fehlen kann, so wird es sich für die Folge empfehlen, seine physiologische Bedeutung für die spezifische Ernährung (Assimilation im weiteren, tierphysiologischen Sinne) und Selbstvermehrung, auch durch eine weniger irreleitende Bezeichnung zu charakterisieren. Es soll deshalb als Plasma in idiotrophem, auxetischem Zustand oder als Auxanoplasma bezeichnet werden. Im Gegensatz dazu soll dann das somatische Plasma (zumal dieser Name nach der Ueberwindung der Hypothese von der Kontinuität der embryonalen Substanz überhaupt wenig Sinn mehr hat), welches die Arbeit der mittelbaren Nährstoff-Aufnahme, Zubereitung und Lieferung zu leisten hat, als allotrophes oder ergastisch thätiges Plasma (als Ergasto- oder Ergatoplasma) bezeichnet werden. Die Hautschicht ist allein derjenige Teil, der den Namen des eigentlich embryonalen oder morphotischen Plasmas verdient.

Wenn in den beobachteten plasmaarmen Siphoneen das embryonale Plasma langsam aus dem Vegetationsscheitel abfloss, so gewann es auch in demselben Maße den ergastischen Zustand wieder, um weiterströmend gegebenenfalls unter einem anderen Vegetationspunkt, vielleicht dem eines Rhizoids oder Stolonen, wieder auxetische Beschaffenheit anzunehmen. Auch in cellulären Gewächsen nimmt das auxetische Plasma in dem Maße ergastischen Charakter an als es von dem Vegetationsscheitel sich entfernt. Die Frage, ob

dieses Ergastischwerden, wenn es einmal begonnen, aus inneren Gründen weiter fortschreitet, oder ob es auch hier, wie bei jenen Siphoneen, lediglich von der Position in dem Gesamtorganismus, von der Nähe oder der Entfernung morphogen thätiger Hautschicht abhängt, ist auch hier, wenn auch auf anderem Wege, zu entscheiden möglich. Dass das auxetische Plasma nicht die Notwendigkeit der Spezialisierung und Verwandlung in den ergastischen Zustand a priori in sich trägt wurde bereits hervorgehoben und lehrt das Auxetischbleiben des Scheitels selbst zur Genüge. Das vom Scheitel fortrückende ergastisch werdende Plasma wird aber auch bei cellulären Pflanzen früher oder später wieder auxetisch, sobald es in eine entsprechende Position[1]) im Individuum einrückt, also beispielsweise an eine Stelle, wo normalerweise ein seitlicher Vegetationspunkt sich ausbildet, oder adventive Bildungen entstehen. Es bleibt dort dann genau so lange auxetisch als die Akrogenese es verlangt und bewirkt, — also so lange als die morphogene Thätigkeit anhält, oder zeitweise im Ruhezustand befindlich, in Reserve bleibt[2]). Wird die Akrogenese, wie bei Stammdornen, mit der begrenzten Weiterentwickelung eingestellt, so verliert auch das „embryonale" Plasma seine Konsumptions- und Vermehrungsfähigkeit, damit aber auch seine ewige Jugend und Unsterblichkeit, und geht in absterbendes Dauergewebe über. Wirkt man aber korrelativ darauf ein, dass das begrenzte Wachsthum des Dorns in das unbegrenzte eines beblätterten Laubsprosses übergeht, dann bleibt mit der veränderten Entwickelungstendenz sein Vegetationspunkt unbegrenzt embryonal. Das zeigt, dass auch bei den Pflanzen mit cellulärem Bau das auxetische Plasma nicht aus eigener Macht im auxetischen Zustande verharrt, sondern dass dieser abhängig ist von einer höheren Instanz, den (in der Morphästhesie gegebenen) Gestaltungsgesetzen des Pflanzenkörpers, deren Dominanten, wie aus der Beobachtung der Siphoneen unzweideutig hervorgeht, in der Hautschicht ihren Sitz haben.

1) Die zeitweise oder für immer zu Unthätigkeit verurteilten embryonalen Gewebe und Zellen (schlafende Augen, Pollen- und Eizellen, Embryonen, Sporen) erinnern daran, dass das Funktionieren nicht allein von einer geeigneten Organisation, sondern von mannichfaltigen inneren und äußeren Komponenten des zugehörigen Bedingungskomplexes abhängt; wie die chlorophyllhaltige Zelle nur unter gewissen Voraussetzungen zu assimilieren vermag, so muss das auxetische Plasma nicht unter allen Umständen durch Nahrungskonsum sich vermehren.

2) Für die Bedeutung des morphologischen Ortes für die Regenerations- und Gestaltungsvorgänge haben auf botanischer Seite vornehmlich Vöchting, Göbel und Reinke interessante Belege aufgefunden, (vgl. auch Driesch, Lokalisationsproblem und dort zitierte Litteratur. Roux, Ueber die Selbstregulation der Lebewesen, Arch. f. Entw.-Mechanik 1902, XIII. Bd., S. 625. O. Hertwig, Zelle und Gewebe II, S. 253).

Wenn man so oft sagen hört, die embryonale Substanz sei unsterblich, so ist das also nicht völlig zutreffend. Das eigentlich Unsterbliche ist der nimmer ganz erlöschende, höchstens rhythmisch in seiner Intensität oder Oertlichkeit wechselnde Gestaltungstrieb, oder wenn man dieses Wort wegen seiner Vergangenheit, d. h. seinen Beziehungen zur „Lebenskraft" vermeiden will, — die nimmer erlöschende morphogene Thätigkeit der Organismen[1]). Das auxetische Plasma steht nur zeitweise, Jahre, Jahrzehnte, Jahrhunderte oder, wie in den *Sequoien*, Jahrtausende lang im Dienste dieses Unvergänglichen.

Das Fortgleiten der in auxetischen Zustand versetzten Plasmamasse unter dem Scheitel der Siphoneen her beweist andererseits, dass dieselbe nicht der Träger besonderer initiativer formbildender Stoffe sein kann. Lehren, wie die Sachs'sche über Stoff und Form[2]), und andere ähnliche Vorstellungen, sind damit ganz unvereinbar; denn dieselbe auxetische Plasmamasse, die eben in dem Stammscheitel ihren Dienst verrichtete, kann bald darauf einen Wurzelscheitel füllen. Diese Plasmamasse muss also im strengsten Sinne des Wortes äquipotentiell bleiben, sie kann an sich in keiner Weise spezifisch determiniert sein[3]). Spezifisch determiniert sein kann nur der stabile, am Bildungsherde permanent verharrende Teil des Plasmas, also die Hautschicht. Deren Determinierung kann stabilisiert oder mehr oder weniger labil sein, also entweder überhaupt nicht umstimmbar oder mehr oder weniger leicht umstimmbar, wie es speziell für Bryopsis zutrifft, wo der Stammscheitel invers gestellter bezw. invers beleuchteter Pflänzchen sich unter Umständen in einen Wurzelscheitel umwandeln kann, der aber auch seine Determination als Stammscheitel beibehaltend, sich

---

1) Blumenbach's „Nisus formativus", Johannes Müller's „Bildungskraft" sind keineswegs sachlich überwundene Begriffe, sondern durch den historischen Beigeschmack anderer Grundanschauungen nur unmodern gewordene Ausdrücke, die durch Bezeichnungen wie „innere Gestaltungsursachen", „morphogene Thätigkeit" oder „prospektive Potenz" nur eine andere wissenschaftliche Prägung erhalten haben. — Es ließe sich vorstellen, dass dieser, für unsere Zeitbegriffe unvergängliche Gestaltungstrieb einer Spezies, da er als physiologische Funktion einen Bedingungskomplex besitzt, unter gewissen äußeren oder inneren Einwirkungen, oder nach gewissen Zeiträumen, aus Altersschwäche, schließlich zum Erlöschen kommt. Dann stände die Art als solche auf dem Aussterbe-Etat. Es bedarf also keineswegs notwendig erdgeschichtlicher klimatischer oder sonstiger ökologischer Umwälzungen, um das Verschwinden ganzer Arten, Gattungen oder Verwandschaftskreise von der Bühne des Lebens zu erklären.

2) die in Vorstellungen Duhamels (Physique des arbes II, S. 121) und H. v. Mohls (Linnaea 1837, XI. Bd., S. 847) ihre Vorläufer hat.

3) Dasselbe geht übrigens auch aus den ontogenetischen Experimenten von Roux, Driesch u. a. mit Bruchteilen der Keimsubstanz, und zumal aus den „Verlagerungs"-Versuchen, für tierische Objekte hervor.

wieder heliotropisch aufzurichten vermag[1]). Auch die morphogen thätige Hautschicht kann demnach als bedingungsweise äquipotentiell angesehen werden, sofern nämlich ihre Umstimmung, die immer eine gewisse Zeit beansprucht, gelingt. Soweit sie nicht gelingt wird man auch von ihrer Aequipotenz nicht reden dürfen[2]).

Die Aequipotenz des auxetischen Plasmas ist eine Thatsache, zu deren Feststellung es des Studiums der Siphoneen nicht erst bedarf, wenn sie auch ganz besonders augenfällig hier in die Erscheinung tritt. Besonders Göbel und Pfeffer[3]) betonen den äquipotentiellen Charakter der Urmeristeme, indem sie auf bestimmte Beispiele der Umwandlungsfähigkeit und der Uebergänge zwischen Stamm-, Blatt- und Wurzelvegetationspunkten hinweisen.

Natürlich ist auch hier die Umstimmungsfähigkeit des morphogenetisch ausschlaggebenden Faktors, der Hautschicht, Bedingung für die Wandelbarkeit des Vegetationspunktes, während man das auxetische Füllplasma, samt Kernen und anderem Inhalt, nach den mitgeteilten Erfahrungen wohl a priori als äquipotentiell ansprechen darf.

Es wird aufgefallen sein, dass bis jetzt noch nicht von den Kernen die Rede war, denen man doch im allgemeinen eine so große Rolle für die Entwickelungsvorgänge und deren erbliche Spezifität, also vor allem in den embryonalen Geweben der Neubildungsherde, zuzuteilen auf Grund vielfacher Erfahrungen geneigt ist. Die Beweglichkeit und das Fortgleiten der Kerne unter dem akrogenetisch thätigen Stammscheitel der Siphoneen lehrt da nun eins mit Nachdruck, dass nämlich alle die Vorstellungen, die man mit der permanenten Anwesenheit zahlreicher Kerne am Vegetationsscheitel der Cellulären verknüpft hat, keinen Anspruch auf allgemeine Giltigkeit erheben können. Dies trifft auch für alle jene Spekulationen zu, die aus der bestimmten Orientierung der Zellkerne zu den Neubildungsorten abgeleitet wurden, so die von Haberlandt s. Zt. im Anschluss an die Nägeli'sche Idioplasmahypothese betonte Notwendigkeit, dass der Kern stets in größerer oder geringerer Nähe jener Stelle zu finden sein müsse, wo spezifische Wachstumsvorgänge einzuleiten sind[4]). Die von Haberlandt

---

1) Vgl. Ueber die Umkehrversuche mit *Bryopsis* l. c.

2) Ueber Beeinflussung durch ältere Teile, vgl. das oben S. 407 bemerkte.

3) Göbel l. c. S. 486ff., Pfeffer l. c. S. 165, 166ff.

4) G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, Jena, G. Fischer 1887, S. 13, 14. Vgl. auch Korschelt's Referat über vorstehendes Werk, nebst dessen eigenen Mitteilungen aus der tierischen Histologie. Biol. Centralblatt 1889, 8. Bd., S. 110.

so häufig beobachtete, von Tangl[1]) und Nestler[2]) auch bei traumatischen Umlagerungen der Protoblasten beschriebene Orientierung des Kerns hat sicher eine besondere Bedeutung. Die Wanderung der in den Plasmaströmen treibenden Kerne unter dem Vegetationsscheitel der Siphoneen deutet aber doch darauf hin, dass ihnen, wenigstens hier, keine Aufgabe in dem von Haberlandt angenommenen Sinne zufallen kann. Auch Pfeffer hebt hervor[3]), dass „der Zellkern durchaus nicht immer denjenigen Orten genähert ist, an welchen ein besonders lebhaftes Hautwachstum stattfindet, und thatsächlich genüge (nach Townsend Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, S. 484) die Verbindung durch einen sehr dünnen Plasmafaden, um die nötige Wechselwirkung mit dem Kerne herzustellen".

An passend fixierten und tingierten Versuchsobjekten von *Bryopsis* scheint die Zahl der Kerne auch in den wandernden embryonalen Kappen eine verhältnismäßig große zu sein. Zählungen und Messungen, welche die Dicke der embryonalen Schicht im Vergleich zu derjenigen der somatischen Plasmaschicht berücksichtigen, ließen aber erkennen, dass eine irgendwie ermöglichte relativ größere Anzahl von Kernen in der Embryonalkappe nicht festzustellen ist. Dass bei einer 6—8fachen Mächtigkeit der wandständigen Schicht am Scheitel und bei dem Umstande, dass sich dort die Kerne bei seitlicher Betrachtung in tangentialer Richtung nebeneinander projizieren, die Kerne in der embryonalen Kappe scheinbar relativ viel zahlreicher sind, lässt sich ohne weiteres verstehen, aber es bedarf erst zahlreicher sorgfältiger Zählungen und Messungen, damit die Täuschung als solche erkannt wird. Auf demselben Wege ist auch nur festzustellen, dass in bewegten Auxanoplasmakappen die Zahl der Kernteilungen prozentisch auch etwa dieselbe bleibt, wie in den ergastischen Partieen, was bei der Dauer der Teilungsvorgänge im Verhältnis zur Geschwindigkeit der Plasmabewegungen nicht anders zu erwarten war. In dicken auxetischen Kappen und Propfen, in denen die Bewegung, besonders nahe der Spitze, eine nur sehr träge ist, treten Kernteilungsfiguren aber augenscheinlich weit häufiger auf als in den ergastischen Partieen, ein Zeichen, dass in solchen auxetischen Plasmamassen nicht nur das Cytoplasma, sondern auch die Kerne intensiv idiotroph und auxetisch thätig sind[4]).

1) Tangl, Sitzber. Wiener Akademie XC. Bd. I. Abt., Juniheft 1884.

2) Nestler, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns etc. Sitzber. Akad., Wien CVII, I. Abt., 1898, S. 708.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2. Teil, S. 38.

4) Die von Sachs (Flora 1862, S. 290 und 297) histochemisch angewandte Biuretreaktion zeigte die Meristeme durchdränkt von gelösten Proteïnstoffen (Albuminen, Globulinen, Pepton?), die bei dem Uebergang in die somatischen Partieen mehr und mehr schwinden.

Man hat auch die große Zahl der auf kleinem Raume in den Urmeristemen zusammengedrängten Zellkerne und das dadurch bedingte relative Vorherrschen ihrer Masse als ein Zeichen ihrer besonderen Beziehungen zu den morphogenen Vorgängen hervorgehoben. Es ist das eine, zumal in den Vegetationspunkten der Phanerogamen recht auffallende Erscheinung, deren Bedeutung in dem angegebenen Sinne aber doch recht fragwürdig erscheint, wenn man Kryptogamen mit großen, nur einkernigen Scheitelzellen daneben hält und sich weiterhin daran erinnert, dass ebenso in der einkernigen Eizelle die Kernmasse im Verhältnis zum Ganzen sehr bescheiden zurückbleibt. Angesichts dieser Thatsachen wird man für die in phanerogamen Urmeristemen vorwaltenden Zahl- und Masseverhältnisse der Kerne nach einem anderen, einleuchtenderen Zusammenhang suchen müssen, der beispielsweise schon darin gefunden werden kann, dass die Vermehrung, d. h. die Teilung, der Kerne einen bei weitem umständlicheren Prozess verlangt als die Vermehrung des Cytoplasmas mit den Leukoplasten, dass demnach — wie in sich teilenden Zellen allgemein — die Kernteilung und -Vermehrung früher, d. h. auf die basipetal fortschreitende Differenzierung übertragen, weiter oben am Scheitel beginnt als die der übrigen Zellorgane. Damit hängt aber auch wieder die relative Größe der Zellkerne gegenüber der Zellengröße zusammen, die noch dadurch gehoben wird, dass im Cytoplasma sonst noch alle ergastische Differenzierung, zumal die Vakuolenbildung, fehlt und die Chromatophoren, noch rudimentär und in geringer Anzahl, als Leukoplasten auf den kleinsten Raum beschränkt sind. Dass die absolute Größe der Zellkerne am Vegetationsscheitel der Meristeme keine maximale ist, geht aus den zahlreichen Messungen von Fr. Schwarz hervor, der feststellen konnte[1]), dass die Größe der Kerne erst in einiger Entfernung von den Vegetationspunkten ihr Maximum erreicht. So sieht man, dass sich die Zahl-, Masse- und Größeverhältnisse der Kerne am Pflanzenscheitel durch die verschiedenen Bedürfnisse der Kernvermehrung und des Kernwachstums gegenüber der einfacher verlaufenden Plasmavermehrung verstehen und erklären lassen und dass, zusammengehalten mit einkernigen großen Scheitel- und Eizellen eine sonstige besondere Beziehung zu den morphogenen Vorgängen sich aus diesen Verhältnissen wohl kaum herleiten lassen dürfte[2]).

---

1) Fr. Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. V. Bd. 1 Heft 1887. S. 80 und Fr. Schwarz, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Ebenda IV. Bd. Heft 1. 1884 S. 81.

2) Dass eine größere Zahl, bezw. eine relativ größere Kernmasse, eine relativ größere Intensität der Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Plasmasubstanz

Damit ist natürlich keineswegs gesagt, dass die Rolle der Zellkerne in embryonalen Geweben überhaupt eine nebensächliche sei. Es wurde oben bereits auf die sehr bemerkenswerte Thatsache hingewiesen, dass im Gegensatz zu den Leukoplasten und anderen reduzierten, bezw. rudimentären Formen plasmatischer Inhaltsbestandteile die Kerne im embryonalen Gewebe niemals in rudimentärer Organisation, als „Degradationsform“ im Sinne Schimpers, sich vorfinden, sondern in den jüngsten Teilen bereits ihre volle, fertige Organisation und dabei auch wohl ihre volle Funktionsfähigkeit besitzen. Deutet dieser Umstand schon auf eine hervorragende Beteiligung an den in dem embryonalen Gewebe sich abspielenden Vorgängen hin, so geht außerdem aus einer großen Reihe gewichtigster Thatsachen und Erscheinungen die außerordentliche Beteiligung der Kerne[1]) nicht nur an verschiedenartigen Spezialfunktionen der Zelle, sondern auch für die Qualität der Vererbungsmerkmale, also auch für die Gestaltung der Organismen, auf das Evidenteste hervor und zwar in einer Weise, dass sie lange Zeit überschätzt und als allein maßgebend angesehen werden konnte. Im Lichte dieser Ueberzeugung hat man denn auch die oben erwähnten, hier anders gedeuteten Verhältnisse in den Meristemen morphogenetisch als zu sehr maßgebend betrachtet. Von der einseitigen Ueberschätzung des Kerns gegenüber der Zelle als Ganzem ist man wohl allgemein jetzt zurückgekommen, ja es machen sich, im Rückschlag dagegen, schon mehrfach Zeichen einer ebenso einseitigen Unterschätzung der Bedeutung der Zellkerne bemerkbar. Die Wahrheit wird wohl in der Mitte liegen, in einer innigen Wechselwirkung und Ergänzung von Kern und Cytoplasma, wobei dem, wenigstens in seinen sichtbaren Strukturen höher organisierten Kern wohl eine tonangebende Rolle zufällt. Er wird, wie beispielsweise die Membranbildungsprozesse, so auch andere Fähigkeiten und Eigenschaften des Plasmas direkt oder indirekt und zwar, wie das für die Membranbildung nachgewiesen werden konnte, auf größere Entfernungen hin, und auch wohl selbst durch zarte Plasmastränge hindurch, maßgebend beeinflussen können. Auf dem Wege mittelbarer Beeinflussung der Qualitäten der Hautschicht wird ihm also eine spezifisch ausschlaggebende Einwirkung auf die erblichen Gestaltungsvorgänge vollkommen ge-

bedingen muss als gleicherweise befähigte Kerne in geringerer Zahl und Masse, ist wohl selbstverständlich; zudem hat O. Hertwig (Die Zelle und die Gewebe) mehrfach auf diesen Parallelismus bei den Teilungsvorgängen tierischer Eier hingewiesen.

1) Vgl. neben den botanischen Untersuchungen von G. Klebs, Gerasimoff u. a. die auf tierische Objekte bezüglichen Angaben von Th. Boveri (Ueber mehrpolige Mitosen etc. Verh. Med. Phys. Ges. Würzburg Bd. 35) und Marcella Boveri (Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbildung. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 37 Bd. 1903 S. 401).

sichert sein, derart, dass die bei den Siphoneen gewonnenen Ergebnisse über die unmittelbare Rolle der Hautschicht sich vollkommen vereinigen lassen mit der aus anderen Thatsachen abzuleitenden hervorragenden mittelbaren Bedeutung der Zellkerne.

Die Ausblicke, welche die Beobachtung und Betrachtung der Verhältnisse am Vegetationsscheitel der Siphoneen eröffnen, die Schlussfolgerungen, die sich an dieselben knüpfen lassen, sind hiermit noch nicht erschöpft und können hier nicht erschöpft werden; sie ergeben sich für die jeweils in Betracht kommenden Verhältnisse sozusagen von selbst. Nur auf einen Punkt, auf eine Hypothese, die zu der Kernfrage in gewisser engerer Beziehung steht und als höchstentwickelter Typ einer ganzen Gruppe hypothetischer Vorstellungen gelten kann, mag hier noch kurz eingegangen sein, nämlich auf die Vorstellung der allmählichen und getrennten Evolution der im Kern materiell bezw. individualisiert vorgestellten und vereinigt gedachten Anlagen zu den einzeln wahrnehmbaren Eigenschaften und „Merkmalen" der Zellen und Organe, wie sie in der Intracellularen Pangenesis[1]) von de Vries vorliegt. Diese de Vries'sche Hypothese ist neben der Weismann'schen Determinanten- und Biophorenhypothese[2]) unstreitig eine der einleuchtendsten und verführerischsten der modernen Evolutionshypothesen, um so mehr als sie sich gleicher Weise auf die Grundlagen histologischer Untersuchungen wie physiologischer Erfahrungen stützte. Aus der Betrachtung cellulärer Pflanzen hervorgegangen, setzt sie aber, wie auch schon der Name sagt, zelligen Bau voraus; sie versagt bei den Nichtcellulären, zumal wenn die Beweglichkeit der Kerne berücksichtigt wird, in ihren wesentlichsten Grundzügen. An ihr erweist sich die Wichtigkeit getrennter und möglichst verschiedener Beobachtungsstandpunkte zur Gewinnung dessen, was oben als biologische Parallaxe bezeichnet wurde, ganz besonders schlagend.

Es wäre ebenso einseitig, alle an den nichtcellulären Siphoneen gewonnenen Einblicke und Ergebnisse samt und sonders nun auch auf die, der Zahl nach bei weitem vorherrschenden cellulären Gewächse übertragen zu wollen, wie es umgekehrt mit der Verallgemeinerung der an letzteren gewonnenen Anschauungen der Fall war. Beide stellen verschiedene Bautypen mit verschiedenen histologischen und physiologischen Einrichtungen und Bedürfnissen dar. Trotzdem werden die allgemeinen und grundsätzlichen Lebenserscheinungen der lebendigen Substanz in beiden wohl dieselben sein und in der relativen Freiheit, wie sie der nichtcelluläre Bau

1) De Vries, Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.
2) Weismann l. c.

gewährt, zum Teil unverfälschter und unverhüllter zum Ausdruck kommen als in der Beschränkung des cellulären Baues. Ungeachtet der für den cellulären Bau zu reservierenden Besonderheiten, auf die übrigens schon thunlichst verwiesen worden ist, wird man daher eine ganze Reihe der an den Siphoneen gewonnenen fundamentalen Ergebnisse und Auffassungen über die embryonale Substanz unbedingt auch auf das größere Reich der cellulären Organismen übertragen dürfen.

Bonn, den 9. Februar 1903.

Zusatz (Mai). In einem soeben im Verlag von G. Fischer unter dem Titel „Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen" erschienenen Buche nimmt Klebs u. a. auch Stellung zu der Morphästhesie und führt zwei Gründe für seine ablehnende Haltung an. Erstens macht es ihm den Eindruck, als wenn die Morphästhesie nur ein anderer Ausdruck für ein „teleologisches Prinzip" sei (S. 94, 95). Aus der heutigen Unkenntnis der realen inneren Veränderungen, die beispielsweise mit einer Wurzelkrümmung Hand in Hand gehen, dürfe man nicht schließen, dass solche nicht existierten.

Mit dem Hinweise, dass ich in den ersten Arbeiten bereits die Frage nach den Faktoren der notwendigen realen Vermittelung der Formreizbarkeit aufgeworfen und eingehend diskutiert habe, glaube ich dieses erste Missverständnis, zumal auch nach dem oben auf S. 403 gesagten, beseitigt.

Klebs führt dann zweitens als Beweis, dass bei der Regeneration abgeschnittener Pflanzenteile formative, aus der Morphästhesie entspringende Reize keine ausschlaggebende Rolle spielen, vornehmlich die Erscheinung an, dass an intakten, mit dem Gipfel in Wasser oder feuchte Erde gebogenen Sprossen gewisser Weidenarten Wurzeln in der Nähe der Gipfelknospen auftreten. In solchen Fällen, wie sie übrigens bei vielen, Gipfelausläufer bildenden Pflanzen, so z. B. bei *Rubus fruticosus* u. a. längst bekannt sind, handelt es sich aber gar nicht um einen Regenerationsvorgang im gewöhnlichen Sinne. Man könnte hier eher von einer Supergeneration als von einer Regeneration sprechen. Aus der besonderen Befähigung gewisser Pflanzen zur Vermehrung durch intakt sich bewurzelnde Gipfelstecklinge oder Ausläufer unter besonderen, günstigen Umständen wird man verallgemeinernde Schlüsse auf die Ursachen und den Ort der Wurzelbildung, so auch an verstümmelten Pflanzen, abzuleiten kaum berechtigt sein. Die Morphästhesie ist übrigens weder von der Regeneration verstümmelter Pflanzen abgeleitet, noch darauf beschränkt; sie steht allerdings in gewissem Einklang mit der von Vöchting dort unzweifelhaft konstatierten Polarität. — Mit Klebs wird ja heute

jeder Naturforscher den entsprechenden Wert auf die Erkenntnis des Kausalzusammenhanges legen. Die Biologie hat dabei nur stets zu berücksichtigen, dass der Kausalnexus in den Organismen keinem einheitlichen Schema folgt, sondern dass dieser selbst im Dienste der Oekologie und der Zweckmäßigkeit unter den jeweiligen Umständen ein ganz verschiedener sein kann.

Berücksichtigt man dazu das S. 406 über die Umstimmungen der Formreizbarkeit gesagte, so wird man aus den Klebs'schen Einwänden und Auffassungen Gegengründe gegen das Bestehen einer Morphästhesie nicht ableiten können.

Hans Driesch's Organische Regulationen.

Eine kritische Studie

von

Max Moszkowski.

Vorliegende Studie war ursprünglich als Referat über Driesch's neuestes theoretisches Werk „Die organischen Regulationen“, Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens, Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, gedacht. Beim Durcharbeiten des gedankenreichen Werkes ergab sich jedoch eine solche Fülle von Anregungen und zugleich eine solche Menge von Beziehungen zu anderen Werken desselben Autors, auch forderte es zu soviel Widerspruch heraus, dass ich im Interesse des Verständnisses es für richtig hielt, mich nicht auf ein bloßes Referat zu beschränken, sondern gleich eine zusammenhängende Darstellung und kritische Würdigung der gesamten modernen, vitalistischen Bewegung zu geben, die wohl in Driesch's organischen Regulationen ihren nach Form und Inhalt hervorragendsten Ausdruck gefunden hat. Aeußerlich werde ich mich dabei von dem Originalwerk sowohl in der Form, wie in der Disposition in gewisser Beziehung emanzipieren. Driesch führt seine Beweise induktiv, vom Speziellen zum Allgemeinen vorschreitend, ich werde einen mehr deduktiven Weg wählen. Inhaltlich aber will ich, soweit ich dieses vermag, die wichtigsten Punkte des Werkes kritisch besprechen, sodass dem Leser meiner Studie, dem es nicht auf ein tieferes Eingehen, sondern mehr auf allgemeinere Orientierung über die betreffenden Fragen ankommt, Genüge geschehen soll. Von sonstigen Arbeiten Driesch's werden die mathematisch-mechanische Betrachtungsweise morphologischer Probleme der Biologie[1]), die Biologie[2]), eine selbständige Grundwissenschaft, und die analytische Theorie der Entwickelung[3]), öfters

---

1) Jena, Verlag von G. Fischer, 1891.
2) Leipzig, Verlag von W. Engelmann, 1893.
3) Ibidem, 1894.

berücksichtigt werden. Es liegt in der Natur der Sache, dass neben der Kritik der Driesch'schen Ansichten, auch meine eigene Meinung über die betreffenden Probleme zum Ausdruck kommen wird, so dass vorliegende Studie auch mancherlei Eigenes, Neues enthalten wird.

Beeinflusst durch die großen Erfolge, welche die mathematisch-mechanische Methode auf den Gebieten der Physik und Chemie davongetragen hatte, glaubte man lange, dass man auch in der Biologie nur auf diesem Wege zur Erkenntnis gelangen könnte. Begünstigt wurde diese Voraussetzung durch einen anderen Umstand. Es ist eine alte Erfahrungsthatsache, dass, was man gemeinhin als „gesunden Menschenverstand" zu bezeichnen pflegt, nichts anders ist, als die Residuen einer eben überwundenen philosophischen Epoche. Die Aufklärungsphilosophie des ausgehenden 18. Jahrhunderts war gerade durch Kant und seine großen Schüler überwunden worden, und ihr Dogma, es müsse alles „natürlich" i. e. anschaulich, an die Kategorien der Zeit und des Raumes gebunden, zugehen, bildete den Grundstock des „gesunden Menschenverstandes", als man, insbesondere durch Darwin angeregt, anfing, den Boden trockener Spezialforschung zu verlassen, um sich mehr mit Problemen allgemeinerer Natur zu befassen. Als die großen Systeme und umfassenden Theorien der Entwickelung aufgestellt wurden, da schien es selbstverständlich, dass ein derartiges System durchaus auf materialistischem Boden fußen müsse, dass die Vorgänge des Lebens sich restlos in physisch-chemisches Geschehen auflösen lassen müssten. Warum dies so sein müsse, darüber machte man sich trotz Kant und Fichte, trotz Schopenhauer und Hegel kein Kopfzerbrechen, das Dogma war da und wird hochgehalten bis zum heutigen Tag! Seinen glänzendsten Triumph feierte dieser Dogmatismus in Weismann's genialer Schaffung der Keimplasmalehre. Die Möglichkeit eines rein materialistischen Geschehens bei der Entwickelung vorausgesetzt, ist diese Lehre logisch so fest begründet, so wunderbar bis ins kleinste Detail ausgearbeitet, dass keine andere materialistische Anschauung daneben aufkommen kann. Noch nie ist eine Theorie der tierischen und pflanzlichen Entwickelung und der Vererbung so zu Ende gedacht worden wie die Keimplasmalehre. So viel steht fest, nur diese Lehre, die als Grundlage der Entwickelung die komplizierte Struktur des Keimplasmas voraussetzte, in der alle später zu entfaltenden Mannigfaltigkeiten schon extensiv vorhanden sind, als Biophoren und Ide und Determinanten, kann vor der Kritik standhalten, immer vorausgesetzt eine rein materialistische Theorie des Lebens wäre überhaupt denkbar. Nun wurden aber gerade, als der Ausbau der Keimplasmalehre eben beendet war, Thatsachen aufgedeckt, insbesondere von Driesch selbst, die die Fundamente des stolzen Gebäudes untergruben und

so den ganzen Bau zum Wanken brachten. Die Keimplasmalehre steht und fällt mit der These von der erbungleichen Teilung. Weismann bezeichnet ja selbst die Entwickelung ausdrücklich als Zerlegung des Keimplasmas. Es müssen also bei jeder Zellteilung die Tochterelemente qualitativ voneinander verschieden sein. Die prospektive Bedeutung jeder einzelnen Blastomere müsste gleich ihrer prospektiven Potenz sein. Mit anderen Worten, aus jeder Zelle eines sich furchenden Keimes dürfte nur das werden können, was bei normaler, ungestörter Entwickelung in der That aus ihr wird. Solange keine Experimente darüber vorlagen, die zeigten, dass prospektive Bedeutung und prospektive Potenz zwei ganz verschiedene Dinge sind, schien die normale Ontogenese mit der Weismann'schen Lehre in Uebereinstimmung zu sein. Freilich ein Haken war auch schon normalerweise vorhanden. Das ist die Entwickelung der Geschlechtsprodukte. Diese, Eier und Spermatozoen, enthalten nach Weismann, im Gegensatz zu den somatischen Zellen, das gesamte Keimplasma. Sie entstehen aus einer Urgeschlechtszelle, welche, da ihre sämtlichen Abkömmlinge natürlich qualitativ gleich sein müssen, sich so teilen müsste, dass ihre Teilprodukte nach der Teilung sich und dem Ganzen ähnlich wären. Das ist aber schlechterdings unmöglich. Können wir doch nicht einmal eine ebene Figur durch eine Linie oder Kurve in zwei ähnliche Teile teilen, geschweige denn eine körperliche Maschine, die „nach den drei Raumdimensionen typisch-spezifische Differenzen aufweist“ (p. 187). Und nur eine derartige Maschine ist im stande, etwas nach drei Dimensionen typisch-spezifisch Differentes aus sich hervorgehen zu lassen, wenn man, was nach dem Ergebnis der Experimente zweifellos geschehen muss, äußere Faktoren als spezifitätsbestimmend ausschließt. Oder aber die beiden Teilstücke nach einer Teilung müssten qualitativ ungleich, etwa spiegelbildlich sein und sich erst nachher vervollständigen; wohl verstanden, es handelt sich um keine quantitative Vervollständigung. Eine solche könnte leicht durch Assimilation erfolgen. Was hier in Frage kommt, ist eine qualitative Vervollständigung, die beiden Teilstücke müssten etwas erzeugen, was noch gar nicht da ist. Dazu ist offenbar aber wieder ein neuer Apparat notwendig, und ebenso lägen die Verhältnisse bei der nächsten Teilung und so fort in infinitum. Hätte jeder Organismus nur ein Ei resp. Spermatozoon, so könnte die Weismann'sche Theorie stimmen, die Genese aber einer außerordentlich großen Zahl von Geschlechtsprodukten ist mit den Prinzipien dieser Lehre unvereinbar (Org. Regulat. p. 183—192). Gesagt worden ist das schon vor Driesch, so von Haacke[1]) und Kassowitz[2]); aber erst Driesch hat die Konse-

1) Gestaltung und Vererbung, Leipzig 1893.
2) Allgemeine Biologie Bd. II.

quenzen aus dieser Auffassung gezogen. Nicht nur Weismann's, sondern überhaupt jede Maschinentheorie muss mit dieser Erkenntnis fallen. Denn, wie schon gesagt, nur eine Maschine, die nach den drei Dimensionen typisch-spezifisch different ist, kann bei Abwesenheit äußerer Faktoren etwas nach drei Dimensionen typisch-spezifisch Differentes aus sich hervorgehen lassen, eine solche Maschine aber ist unmöglich, da sie sich nicht in zwei, sich und dem Ganzen ähnliche Teile teilen könnte. Damit ist aber bewiesen, dass für die Genese derartiger Systeme, die wie die Geschlechtsprodukte, eine große Menge von Differenzierungsmannigfaltigkeiten implicite in sich tragen, eine materialistische Erklärungsmöglichkeit nicht vorliegt, wir mithin genötigt sind, für diese Fälle eine eigene, von den Gesetzen der Physik und Chemie, prinzipiell verschiedene Gesetzlichkeit anzunehmen. Dies ist Driesch's zweiter Beweis von der Autonomie der Lebensvorgänge. Ich habe ihn mit Absicht an erster Stelle genannt, weil er aus der Beobachtung des normalen Geschehens gewonnen ist. Was liegt nun aber vor, wenn ein physisch-chemisches Geschehen mit Sicherheit ausgeschlossen werden muss? Etwas Quantitatives, eine Vererbungssubstanz von spezifischer, komplizierter Struktur kann es nach Obigem nicht geben, als extensive Mannigfaltigkeiten kann der spätere Organismus nicht schon im Ei präformiert sein. Nun müssen aber schon in der Physik außer den Gleichungskonstanten, die etwas Quantitatives aussagen, offenbar noch andere Konstanten vorhanden sein, welche uns zwar nichts über die Intensität der Energie aussagen, wohl aber über die Verwandlungsvorgänge, so z. B., dass Turmalin beim Erwärmen elektrisch wird etc. (Org. Reg. p. 198—206). Derartige Größen nennt man in der Energielehre „Maschinenbedingungen des Systems". Sind diese „Konstanten zweiter Art", wie Driesch sie nennt, nur durch allgemeine Eigenschaftsbeziehungen gekennzeichnet, so finden wir in den Affinitäten der Chemie Konstanten, welche durch spezifische Beziehungen zweier individuellen Stoffarten zueinander gekennzeichnet sind. Unter Affinität nun versteht man eine Größe, die in sich einheitlich und untrennbar ist, die sich aber gleichwohl nicht durch einen Elementarbegriff, sondern nur durch eine Umschreibung, also eine Kombination von Elementarbegriffen ausdrücken lässt. Hier liegt also schon etwas vor, was Driesch eine „intensive Mannigfaltigkeit" nennt: „er (der Begriff) ist als Naturgröße eins, er kann aber nur diskursiv als Komplex von Elementarbegriffen gedacht werden." Diese in der Chemie bereits vorhandenen „intensiven Mannigfaltigkeiten" leiten uns darauf hin, was wir bei der Entwickelung der Organismen zu erwarten haben werden. Die Konstanten zweiter Art der Physik, sowie die Affinitäten der Chemie bezeichnen „Bedingungen des Systems". Man kann einen physikalischen Körper in noch soviele

Stücke zerschlagen, die Fähigkeit jedes einzelnen Teilstückchens unter gewissen äußeren Umständen Energie zu verwandeln, wird stets dieselbe bleiben wie die des ursprünglich gegebenen, genau so, wie der spezifische Wärmekoëffizient nur von der Stoffart, nicht aber der Stoffquantität abhängig ist. Ebenso kann man einen chemischen Stoff in noch so kleine Teile zerteilen, die Affinitäten der kleinsten Bruchstücke zu anderen Stoffen werden stets sowohl unter sich als auch mit dem Ganzen gleich bleiben. Gerade diese Möglichkeit, das Ganze in eine beliebig große Menge von Teilen zerlegen zu können, derart, dass alle Teile trotzdem dieselben Eigenschaften behalten wie das Ganze, charakterisiert aber auch das Keimplasma. Bei allen Organismen teilt sich die Urgeschlechtszelle in eine ungeheure Menge von Teilen, die Eier und Spermatozoen, und doch ist jeder Teil im stande, den gesamten Organismus neu aus sich entstehen zu lassen. Diese Fähigkeit also, das Ziel, den fertigen Organismus zu erreichen, kann nicht als extensive, sondern muss als intensive Mannigfaltigkeit als Systembedingung im Keimplasma enthalten sein. Ein System trägt sein Ziel in sich heißt auf Griechisch: *ἓν ἑαυτῷ τὸ τέλος ἔχον*, mit anderen Worten, die Konstante der Biologie ist nichts anderes als die Entelechie des Aristoteles[1]). Sie bildet die dritte Sprosse auf der Leiter, deren erste die Konstanten zweiter Art der Physik, und deren zweite die Affinitäten der Chemie waren. Nicht eine künstliche Maschinerie wird bei der Entwickelung auseinander gelegt, sondern der sich teilende Kern vererbt auf jedes seiner Teilstücke nicht nur seine physikalischen und chemischen Eigenschaften, sondern ebensogut seine biologischen. Es ist daher recht inkonsequent und unlogisch, wenn Driesch sagt: die Entelechie teilt sich und bleibt doch ganz. Die Entelechie kann sich ebensowenig teilen wie die spezifische Wärme eines Körpers oder die Affinität zweier chemischer Stoffe zueinander. Was sich teilt ist der Kern, den wir im Gegensatz zu Driesch als den eigentlichen Träger der Entelechie ansehen. In früheren Schriften, z. B. der Organisation des Eies und seine Genese[2]) stand auch Driesch noch auf diesem Standpunkt. Das Verhalten der Kerne bei der Befruchtung, noch mehr bei der Konjugation der Infusorien, vor allem aber die Vorgänge bei der Merogonie, sowie das Ausbleiben der Regeneration kernloser Protistenstücke sprechen deutlich dafür. Verlegt man die Entelechie in den Kern, von dem allein wir wirklich aktives Verhalten kennen, und sieht das Plasma mehr als Objekt denn als

1) Aehnlich dachte sich auch Goethe schon die Entwickelung der Pflanzen: „Die Mechanik des Pflanzenlebens ruht für Goethe auf der dynamischen Wirkung des in der pflanzlichen „Entelechie" waltenden Entwickelungsgesetzes (H. Siebeck, Fromann's Klassiker d. Philos. Bd. XV).

2) Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 4, 1896.

Subjekt der Entwickelung an, so kommt man zu einer bedeutend einfacheren Erklärung sowohl der normalen Entwickelung als auch ganz besonders der „atypischen" der Regeneration, wie wir später sehen werden. Dabei kommen wir auch ohne die von Driesch geschaffenen Kunstbegriffe des harmonisch-äquipotentiellen Lebenssystems und des äquipotentiellen Systems mit komplexen Potenzen aus. Das wird dem Kenner der Driesch'schen Schriften paradox erscheinen, hat doch Driesch gerade aus der Differenzierung dieser beiden Systeme die Autonomie der Lebensvorgänge, sowie den Begriff der Entelechie erschlossen. Trotzdem besitzen diese beiden Begriffe meiner Meinung nach keinen analytischen, nicht einmal einen deskriptiven Wert. Driesch versteht unter einem harmonisch-äquipotentiellem System ein solches, in dem jeder Teil jedes leisten kann, gleichwohl aber alle Einzelleistungen unter sich in Harmonie bleiben. Das heißt, die Entwickelung kann von jedem beliebigen Orte des Systems ausgehen, ist sie aber einmal eingeleitet, so leistet jedes Raum-Differential des Systems nur das, was ihm im Ganzen zukommt. Ein solches harmonisch-äquipotentielles System ist z. B. der abgefurchte Echinidenkeim. Allerdings ist Driesch hier gezwungen, eine Einschränkung zu machen. Ganz streng ist er nur um die Achse herum äquipotentiell; in Richtung der Achse wird die Aequipotentialität durch „Plasmadifferenzen" verwischt. Nun wir werden gleich sehen, dass jegliche Inäquipotentialität auf solchen Plasmadifferenzen beruht. Verlegen wir nämlich die Entelechie in den Kern, so ist dieser das einzige Lebenssystem und alle seine Abkömmlinge besitzen dieselbe Entelechie, sind also äquipotentiell. Woher kommt es nun, dass es so viele inäquipotentielle Systeme giebt? Wir sagten schon oben, dass wir das Plasma nicht als Subjekt, sondern als Objekt der Entwickelung ansehen. Der Kern differenziert das Plasma, das heißt, er verändert es in seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften kraft der ihm innewohnenden Entelechie. Umgekehrt gehen vom Plasma Reize aus, die am Kern Differenzierungsgeschehen auslösen (vergl. Driesch, Analyt. Theor. d. Entw.). Ich stehe heute noch zum Teil durchaus auf dem Boden der Anschauungen, die Driesch in eben citierter Schrift geäußert und jetzt freilich aufgegeben hat. Allerdings glaube auch ich nicht, dass es sich hier um Reizauslösungen handelt, die durch irgend einen materiellen Stoff, etwa nach Art der organbildenden Stoffe vermittelt werden, ebensowenig kann ich an eine rein epigenetische Entwickelung glauben, von der ja auch Driesch abgekommen ist. Sämtliche später offenbar werdenden Mannigfaltigkeiten müssen wir als intensiv im Keim vorhanden annehmen. Formal aber ist der Gang der Entwickelung ein epigenetischer, indem durch von seiten des Plasmas ausgehende Reize an den Kernen Arbeit ausgelöst

wird. Durch diese Arbeit der Kerne wird das Plasma umgearbeitet und so der Organismus aufgebaut. Unsere Auffassung kommt also der von O. Hertwig sehr nahe. Die ersten Differenzierungen an einem abgefurchten Keime werden ausgelöst durch gewisse äußere Ungleichheiten. Dem Ei eine völlige Isotropie zuzuschreiben, ist, wie Driesch ganz richtig sagt, ein Unsinn (Lokalisation, Arch. f. Entw. Mech. Bd. 8, p. 75). Eine gewisse primäre Richtungsorganisation ist die notwendige Voraussetzung jeder Differenzierung, denn wie sollte wohl ein völlig isotropes System sich aus sich selbst heraus differenzieren? Wir müssen also auch nach Driesch dem abgefurchten Keime zwei Eigenschaften vindicieren, einmal die Aequipotentialität seiner einzelnen Zellen, zum anderen eine Anisotropie seines Gesamtbaues. Da nun, wie Referent in einer früheren Arbeit (Z. Anal. d. Schwerkraftswirk. a. d. Entw. d. Froscheies, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61) gezeigt hat, der abgefurchte Keim als System nichts anderes ist als das befruchtete Ei, so muss diese primäre Richtungsorganisation in das Protoplasma des befruchteten Eies verlegt werden. Es gelang uns damals auch, zu zeigen, dass die primäre Richtungsorganisation des abgefurchten Froscheies dadurch zu stande kommt, dass infolge einer bestimmten Anordnung des Plasmas des befruchteten Eies an einer Stelle desselben die Zellen früher als alle anderen an die Grenze ihrer Teilbarkeit gelangen. Dieses Fertigsein in quantitativer Beziehung löst das erste Differenzierungsgeschehen, Wachstum, aus. Liegt also die Anisotropie des abgefurchten Keimes in dem protoplasmatischen Bau des Eies begründet, so müssen wir den Grund seiner Aequipotentialität in die Kerne verlegen, eine Auffassung, der auch O. Hertwig zustimmt (Zelle u. Geweb. Bd. 2). Durch die ersten Differenzierungsvorgänge wird der Boden und die Ursache für alle späteren Differenzierungen geschaffen, indem die primären Elementarorgane die Bildung sekundärer auslösen und so fort (Anal. Th. d. Entw.). Es ist nun sehr interessant und für das Verständnis der Regeneration sehr wichtig, dass, wie aus Kopsch's[1]) schönen Arbeiten hervorgeht, die eigentliche Bildungszone des Embryos, im Anfang der Entwickelung wenigstens, auf einen verhältnismäßig kleinen Bezirk des Eies beschränkt bleibt, und der Rest des Eies nur allmählich zum Aufbau herangezogen und von den eigentlich aktiven Zellen verwandt wird. Fassten wir also die Differenzierung als eine vom Kern ausgehende Veränderung des Plasmas auf, so wird während der Entwickelung verhältnismäßig lange ein größerer oder kleinerer Teil des Eies undifferenziert bleiben, also gewissermaßen ein Reservematerial für

1) Gemeinsame Entwickelungsbahnen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Verh. d. Anat. Ges. Kiel 1898.

unvorhergesehene Zwecke darstellen. Wir müssen uns den Gang der Entwickelung also so vorstellen. Vom Plasma gehen gewisse Reize aus. Der Kern antwortet auf diese Reize durch Umdifferenzierung des Plasmas. Dass er gerade so und nicht anders antwortet, liegt an seinen anschaulich von uns nicht zu erkennenden Qualitäten, seiner Entelechie. Die Ordnung und Harmonie der Entwickelung wird dadurch gewahrt, dass der Kern eben mit sekundären Differenzierungen nur auf den von primär differenzierten Zellen ausgehenden Reiz antworten kann, mit tertiären, nur von sekundär differenzierten aus und so fort. Die Gründe davon sind abermals anschaulich nicht zu ermitteln, sondern liegen ebenfalls in den Eigenschaften des Kerns begründet. Entelechie bedeutet eben, wie Driesch selbst sagt, in erster Linie Ordnung. Die Richtung endlich der Entwickelung ist bedingt durch die Lage der einzelnen Teile im Ganzen durch ihre „Position". „Die prospektive Bedeutung jeder Blastomere ist eine Funktion ihres Ortes[1])." Auf Grund voranstehender Betrachtungen wird es klar, warum wir sagten, alle Inäquipotentialität beruht auf „Plasmadifferenzen". Hat eine Stelle eines sich differenzierenden Keimes eine gewisse Organisationsstufe erreicht, so kann sie zwar alles leisten, was in Richtung ihrer bisherigen Entwickelung und jenseits dieser Organisationsstufe liegt, aber nichts, was in anderer Richtung oder bereits hinter ihr liegt. Diese schon von Morgan[2]) ausgesprochene Thatsache ist der direkte, empirische Beweis für unsere obige Behauptung: sekundäre Differenzierung kann nur von primär differenzierten Zellen ausgehen, tertiäre nur von sekundär differenzierten und so fort, eine Umkehrung des Geschehens ist demnach unmöglich. Ob also ein System ein äquipotentielles ist, hängt nur davon ab, ob seine Elemente (die einzelnen Zellen) auf gleicher oder ungleicher Differenzierungsstufe stehen, d. h. ob sie in ihrem protoplasmatischen Bau indifferent oder different sind. Dieser Begriff hat also nur deskriptiven Wert, er sagt aus, dass ein Zellkomplex vorhanden ist, dessen einzelne Elemente gleich weit differenziert sind. Worin besteht nun der Unterschied zwischen einem harmonisch-äquipotentiellem System und einem solchen mit komplexen Potenzen? Das sind Systeme, „welche die Fähigkeit haben, neue Ausgangspunkte eines Gestaltungsablaufes zu bilden, Systeme also, die etwas aus sich hervorgehen lassen können, das nicht in sich einfach ist, sondern das, obschon anfangs geschlossen erscheinend, eine große Mannigfaltigkeit sich successive evolvierender Spezifitäten bildet" (Org. Reg. p. 183). Der Unterschied zwischen den

1) Driesch, Entwickelungsmech. Stud. X. Mitt. aus der zoologischen Station zu Neapel 1893.

2) Regeneration, The Macmilian Company New-York 1901.

beiden Systemen beruht also darauf, dass bei dem harmonisch-äquipotentiellen das gesamte System gleichzeitig in Differenzierung tritt, während bei den Systemen mit komplexen Potenzen die Entwickelung nur von einer Stelle ausgeht, der Rest aber auf dem alten Differenzierungszustand verharrt. Wir haben bei ersterer Art von Systemen also Abhängigkeit der Entwickelung der einzelnen Elemente voneinander, bei letzterer Unabhängigkeit. Die Elemente jener Systeme entwickeln sich in steter Beziehung und Harmonie zueinander, die Elemente dieser jedes für sich allein. Wie geht denn nun aber die Entwickelung eines solchen Elementes eines äquipotentiellen Systemes mit komplexen Potenzen vor sich? Nehmen wir als konkretes Beispiel eines derartigen Systemes das Ei, das mit den Eiern desselben Eierstockes ein derartiges komplexes System bildet. Das Ei also, denken wir einmal speziell an ein Seeigelei, furcht sich ab und bildet so ein harmonisch-äquipotentielles System. Das Einzelelement eines komplexen Systemes hat sich also zu einem harmonisch-äquipotentiellen System entwickelt. Dasselbe finden wir bei der Entwickelung der Tritonlinse aus dem Irisepithel. Das Irisepithel ist ein komplexes System. Eine oder ein kleiner Komplex von Zellen fängt an zu wuchern und bildet eine indifferente Anlage — ein harmonisch-äquipotentielles System; dasselbe ist bei der echten Regeneration der Fall. Aus einer von vielen gleichartig differenzierten Zellen, also einem komplexen System, entwickelt sich eine noch indifferente Anlage, ein harmonisch-äquipotentielles System. Was lernen wir nun aus diesem sonderbaren Zusammentreffen? Dreierlei meine ich: Erstens einmal, dass es, auch vom logischen Standpunkt aus, gar keinen Sinn hat, überhaupt von äquipotentiellen Systemen mit komplexen Potenzen zu sprechen. Wir können nur das ein System nennen, bei dem ein organischer Zusammenhang besteht; Driesch's komplexe „Systeme“ aber sind gerade durch den Mangel an solchem Zusammenhang charakterisiert. Die Eier eines Eierstockes bilden gerade so wenig ein System, wie eine Reihe nebeneinander aufgestellter Webstühle ein solches bilden. Auch einen Operationsstumpf können wir in Bezug auf das zu leistende Regenerat kein System nennen, da ja die Regeneration, wie wir später sehen werden, eben in letzter Linie von einer embryonal gebliebenen Zelle ausgeht. Dass in diesem Stumpf noch mehr solcher Zellen vorhanden sind, rechtfertigt noch lange nicht den Namen System. Zum zweiten lernen wir, dass auch der Ausdruck harmonisch-äquipotentielles System nur eine Umschreibung dafür ist, dass bei jeder Entwickelung, sowohl von ganzen Organismen als auch von einzelnen Organen, zuerst durch einfache Zellteilung eine noch indifferente Anlage gebildet wird, deren einzelne Elemente eben wegen des Mangels an Plasmadifferenzen äquipotentiell sind, kraft

der Totipotentialität der Kerne. Die Harmonie der Entwickelung endlich liegt auch nicht im System begründet, sondern in der Entelechie der Kerne, weil eben, wie wir oben sahen, die Entelechie gerade darin besteht, dass die Kerne nur in ganz bestimmter Ordnung ihre Arbeit, Umgestaltung des Plasmas, leisten können. Wenn also Driesch von harmonisch-äquipotentiellen Systemen spricht, so ist damit nur gesagt, dass hier eine phylogenetisch (Hydra, Tubulariastamm) oder ontogenetisch (Echnidenblastula, Clavellinastolo etc.) sehr junge Anlage mit noch undifferenzierten Zellen, also hier wirklich ein System vorliegt; und wenn er von äquipotentiellen Systemen mit komplexen Potenzen spricht, so meint er weiter nichts, als dass in dem vorliegenden Organismenteil noch undifferenziertes, embryonales Material vorhanden ist. Die beiden Begriffe beanspruchen also eine große historische Bedeutung, weil Driesch mit ihrer Hilfe zum ersten Male zwei strikte Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge gewonnen hat, praktisch aber sind sie von nur geringem Wert.

Wir gehen jetzt zur Diskussion des sogenannten ersten Beweises der Autonomie der Lebensvorgänge über. Die Fragestellung war die: Wie kommt es, dass alle Differenzierungen im Organismus proportional vor sich gehen, dass jedes Organ an seinen rechten Ort kommt, selbst dann, wenn dem vorhandenen Keime beliebig große Mengen an Kern und Plasma genommen worden sind? Schon oben sagten wir, dass der normale Verlauf der Ontogenese sehr wohl mit der Weismann'schen Keimplasmalehre zu vereinigen sei. Nun kamen aber die Experimente von Driesch, Hertwig u. a. Driesch würfelte die Kerne bei seinen Experimenten im Plasma durcheinander wie ein Haufen Kugeln, er nahm beliebige Mengen an Kernen und Plasma fort, ohne dass der normale Gang der Entwickelung gestört wurde. Eine auf physikalisch-chemischer Basis konstruierte Maschine kann also doch wohl der Entwickelung nicht zu Grunde liegen, denn bei einer solchen kann man doch nicht die einzelnen Teile willkürlich vertauschen oder gar einzelne Teile ganz entfernen. Als spezifitätsbestimmend kommen andererseits äußere Faktoren ganz sicher nicht in Betracht. Die Verhältnisse liegen also genau wie beim vorher diskutierten Beweise: Vom materialistischen Standpunkt kommt nur eine Maschine in Betracht, eine solche aber kann aus anderen Gründen nicht vorhanden sein, also muss etwas Eigengesetzliches, etwas Autonomes vorliegen q. e. d. Dieser Beweis ist allerdings in der Form nicht ganz streng, weil Driesch nicht genügend zwischen absoluter und relativer Lokalisation unterscheidet. Bei den allerersten Differenzierungen, den primären Elementarvorgängen, durch welche die absolute Lokalisation des Embryos auf dem Ei festgelegt wird, sind äußere Faktoren nämlich doch spezifitäts- im besonderen orts-

bestimmend. Driesch sagt selbst, dass das Ei primäre Ungleichheiten, zum mindesten primäre Richtungsbestimmungen besitzen müsse, da ein allseitig isotropes System sich nicht aus sich selbst heraus differenzieren könne. Diese primären Ungleichheiten können dem befruchteten Ei aber von äußeren Faktoren aufgeprägt werden, wie ich das für das Froschei bewiesen, für das Seeigelei wahrscheinlich gemacht habe. Nimmt man nun einem Ei, das bereits gerichtet ist, einen Teil seiner Masse, so erfolgt nur dann eine typische Entwickelung, nur in proportional verkleinertem Maßstabe, wenn abermals durch äußere Faktoren die verkleinerte Eimasse wiederum als Ganzes gerichtet wird. Beweis, Morgan's Anstichversuche am Froschei: blieb das auf dem Zweizellenstadium angestochene Ei ungedreht, so entstand ein Halbembryo, wurde es aber auf den schwarzen Pol gedreht und so dem richtenden Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt, so entstand ein Ganzembryo von halber Größe. Was freilich niemals von äußeren Faktoren abhängig ist, ist die typische Proportionalität der aus Teilstücken entstandenen Embryonen. Da nun der plasmatische Bau des Eies durch äußere physikalische oder chemische Faktoren allein sichtbar beeinflusst wird und die eventuelle Halb- oder Ganzbildung allein davon abhängt, ob das Plasma als Halbes oder Ganzes gerichtet war, so kommen wir wieder dazu, sämtlichen Kernen Totipotentialität zuzuschreiben. Nun kann, wie gesagt, die Proportionalität eines Organismus in keiner Weise von äußeren Faktoren bestimmt werden. Das Verhältnis der Lage sämtlicher Organe zueinander ist stets von einer für jede Organismenart typisch bestimmten Konstanz, mag der betreffende Organismus nun aus viel oder wenig Eimaterial entstanden sein. Dass sich nun diese Konstante manifestieren kann, ganz gleich, was an Kernmaterial genommen, was gelassen worden ist, das ist der Beweis, dass eine komplizierte bis ins einzelne spezifizierte Struktur des Keimplasmas nicht vorhanden sein kann, sondern dass etwas Autonomes, nur den Lebensvorgängen zukommendes vorliegen muss (nach p. 175/76). Diese Konstante besagt also, dass ein System vorliegt, das unbekümmert um die vorhandene absolute Menge am Plasmamaterial unter zureichenden äußeren Bedingungen immer das proportional richtige Resultat liefert. Mit anderen Worten, es liegt ein System vor, das sein Ziel in sich trägt. Wir sind also abermals bei dem aristotelischen Begriffe der Entelechie angelangt (Org. Reg. p. 152—206).

Wir kommen nunmehr zum zweiten Abschnitt unserer Betrachtungen, welche den eigentlichen „Regulationen" gewidmet sein wird. Hier werden wir gezwungen sein, ungleich schärfere und häufigere Kritik zu üben, wie im ersten Abschnitt. An die Spitze setzen wir Driesch's Definition des Ausdrucks Regulation: „Regu-

lation ist ein am lebenden Organismus geschehender Vorgang oder die Aenderung eines solchen, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung eines vorher bestandenen normalen Zustandes ganz oder teilweise, direkt oder indirekt kompensiert und so der normale Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn herbeigeführt wird (p. 92)." Das heißt doch wohl, der Organismus soll im stande sein, durch aktive, zweckmäßige Maßregeln an ihm gesetzte Störungen wieder auszugleichen, gerade als ob eine zweck- und zielbewusste Intelligenz in ihm stecken würde. Prüfen wir diese Behauptung sine ira et studio, ohne irgend etwas zu präsumieren oder a priori von der Hand zu weisen. Die Frage ist die: giebt es objektiv vorhandene, zweckmäßige Regulationen, oder sind es vielmehr nur Reaktionen, die in besonderen Fällen den subjektiven Eindruck der Zweckmäßigkeit machen? Aus dem oben gewonnenen Begriff der Entelechie können wir das Vorhandensein zweckmäßiger Regulationen nicht ableiten. — Wir sehen natürlich von allen rein maschinenmäßigen, durch die Organisation des Organismus gegebenen Regulationen ab und beschäftigen uns lediglich mit solchen Regulationen, welche nach zufällig gesetzten Störungen die „Normalität" des Organismus wieder herstellen sollen. Ebenso werden die kordinierten Bewegungsregulationen keine Besprechung finden, da Driesch sie vorderhand ausdrücklich übergeht, um ihnen später eine Sonderschrift zu widmen[1]. — Wir sahen weiter oben, dass wir die Entelechie des Keimes als die Fähigkeit des Kernes ansehen, das Plasma in bestimmter Weise, bestimmter Ordnung und bestimmter Richtung zu differenzieren. Wird nun während der Entwickelung eine Störung gesetzt, so fehlen die normalerweise weiteres Entwickelungsgeschehen auslösenden Reize. Es müssen also, falls die Entwickelung, nach eingetretener Störung, wieder in normale Bahnen geleitet werden soll, neue, in der normalen Ontogenese nicht vorhandene Kräfte wirksam werden, die den normalen Ausgang wieder herstellen. Dass aus Atypischem ohne das Vorhandensein solcher Kräfte Typisches entsteht, widerspräche direkt dem Satze von der Erhaltung der Energie. Was sind das nun für Kräfte, die in diesen Fällen wirksam sind. Weismann sowohl wie Driesch verlegen diese Kräfte in den Organismus selber. Es herrscht in diesem Punkte eine merkwürdige Uebereinstimmung zwischen diesen beiden Forschern. Beide bedürfen zur Ergänzung ihrer Entwickelungstheorie Reservekräfte für unvorhergesehene oder vielmehr sehr wohl vorhergesehene Fälle. Bei beiden sind diese Kräfte eminent zweckmäßig, bei Driesch primär, bei Weismann sekundär durch

---

1) Ist eben erschienen: Die „Seele" als elementarer Naturfaktor, Leipzig, W. Engelmann, 1903.

Selektion erworben. Dass Weismann, getreu seiner materialistischen Auffassung diese Kräfte sich grobsinnlich als Ersatzbiophoren vorstellt, Driesch dagegen von sekundären Potenzen, also etwa Reserveentelechien spricht, thut der innerlichen Verwandtschaft der Auffassung der beiden Forscher keinen Abbruch. Sekundäre Potenzen und Ersatzbiophoren oder Reserveidioplasson stehen auf demselben Brett und alles, was Driesch einst gegen diese Begriffe geschrieben hat, passt wörtlich auf die jetzt von ihm selber geschaffenen; diese wie jene sind der Theorie zu Liebe ersonnene Hilfshypothesen. Sehen wir doch einmal zu, was sich thatsächlich ereignet. Ich erinnere hier nur an das schon oben erwähnte Verhalten des auf dem Zweizellenstadium angestochenen Froscheies: Ueberlässt man es seinem Schicksal, so entsteht ein Halbembryo, dreht man es auf den schwarzen Pol, so entsteht ein Ganzembryo von halber Größe. Hier haben wir klipp und klar vor Augen, was geschieht, wenn das Ei sich selbst überlassen bleibt; dann werden nicht die geringsten Regulationen ausgelöst (oder sollte etwa noch jemand an das Märchen der Postgeneration glauben?). Um die Entwickelung wieder in normale Bahnen zu leiten, bedurfte es einer vom Ei ganz unabhängigen, äußeren Kraft. Angesichts dieser Thatsache haben wir die Berechtigung per analogiam zu schließen, dass auch die Regulationen, durch welche die Teilstücke von Seeigeleiern befähigt werden, sich zu normalen, typisch-proportionalen Individuen zu entwickeln, auf von außen wirkende Kräfte zurückzuführen sind. Die Lithiumversuche von Herbst, der Nachweis, den derselbe Autor geführt hat, dass gewisse chemische Stoffe für die Entwickelung der Seeigellarven absolut unentbehrlich sind, legt die Vermutung nahe, dass hier eventuell chemische Vorgänge in Betracht kommen, wie ich denn die Lithiumwirkung nicht als eine positive auffasse, sondern als eine negative, die Wirkung anderer Stoffe beschränkend und so im extremsten Falle das Gerichtetwerden des Keimes verhindernd. Sehr wichtig für unsere Beweisführung, dass in diesen Fällen keine spezifische, objektiv zweckmäßige Regulation des Keimes, sondern nur eine regulierende Wirkung (regulierend im rein subjektiven Sinne) äußerer Faktoren statthat, ist das Verhalten des Ctenophoreneies, das nach Plasmaentnahme sich nicht „regulatorisch" ergänzt, weil, wie Driesch sagt, „die äußeren Bedingungen hierzu fehlen". Wir meinen, dass es statt Bedingungen in dem Fall heißen muss Ursachen. Nun sind nach Driesch aber jene Stoffumlagerungen allein wirklich aktive (sekundäre, explizite) Regulationen, alles andere geschieht mit den Mitteln der normalen Ontogenese (p. 75). Wenn wir nun für ein Objekt (Froschei) positiv nachweisen konnten, dass hier aktive regulatorische Stoffumlagerungen absolut auszuschließen sind und es für andere Ob-

jekte (Seeigeleier) zum mindesten höchst wahrscheinlich machen konnten, dann haben wir das Recht zu sagen, dass in den Fällen der Ganzbildung aus isolierten Blastomeren das Vorhandensein aktiver regulatorischer Vorgänge nicht nur nicht sicher bewiesen, sondern sogar sehr wenig wahrscheinlich ist. Wie steht es nun mit den Regenerationen beim Erwachsenen? Wie bereits oben erwähnt, unterscheidet Driesch zwischen primär(implicit)-regulatorischen und sekundär(explicit)-regulatorischen Vorgängen. Jene sind dadurch charakterisiert, dass das Geschehen bei ihnen mit den Mitteln der normalen Ontogenese verläuft (p. 74, 122, 133); diese sind Regulationen, in denen sich „auf alle Fälle Faktoren äußern, die im normalen Geschehen keine Rolle spielen" (p. 230). Erstere scheidet Driesch selbst als aktive Regulationen aus, sie gehören der allgemeinen Physiologie an, manche derselben sind überhaupt gar keine Lebensphänomene (p. 136). Warum dann aber überhaupt der Ausdruck primär-regulatorisch? Warum spricht Driesch in diesen Fällen nicht einfach von Differenzierung? Offenbar nur des Gegensatzes wegen zu den sekundär-regulatorischen Vorgängen, die wir jetzt besprechen wollen. Driesch giebt nun selber zu, dass regenerative Zellen in allen Fällen, selbst bei Restitutionen durch Umbildung, einen äußerlich „embryonalen" Charakter haben (wenn z. B. aus einem Bruchstück von *Planaria* ein kleiner Wurm von typischer Proportionalität wird, oder das Irisepithel von *Triton* eine neue Linse erzeugt). Was aber die Regeneration zu einem regulatorischen Vorgang mache, sei eben der Umstand, dass bei der Regeneration die betreffenden regenerierenden Zellen etwas leisteten, während sie ohne Formstörung erfahrungsgemäß im Verlauf der Entwickelung nichts geleistet haben würden" (p. 82). „Nur, was „embryonal" ist, differenziert sich, muss sich differenzieren."

„Was fertig ist, umgestaltet sich, kann sich umdifferenzieren oder regenerieren" (p. 83).

„Fertigsein aber heißt, ohne eintretende Formstörung keine Folgeprozesse aus inneren Ursachen geschehen lassend" (p. 84). Diese drei Aussprüche halten wir nun samt und sonders für falsch, Fertigsein heißt, meiner Meinung nach, den letzten dem erwachsenen Organismus zukommenden Differenzierungsgrad erreicht, alle vorhandenen, intensiven Mannigfaltigkeiten evolviert haben. Wir sahen schon oben, dass wir die Differenzierung auffassen müssen, als eine vom Kern ausgehende Umarbeitung des Protoplasmas. Es erscheint danach selbstverständlich, dass, wenn das Plasma einer Zelle einmal in bestimmter Weise umgearbeitet ist, es nicht wieder auf einen früheren, schon dagewesenen Zustand zurückgebracht werden kann. Daraus folgt, dass echte Regeneration nur von Zellen ausgehen kann, die den Grad der Differenzierung des zu

regenerierenden noch nicht erreicht haben. Daher werden wir sagen:

Regeneration ist echte Differenzierung, kann also nur von embryonalen Zellen ausgehen. Was fertig ist, kann zwar sich selbst regenerieren, ontogenetische Effekte, also die Regeneration von in anderer Weise differenzierten Organen aber nicht leisten.

Deshalb kann da, wo embryonale Zellen nicht mehr vorhanden sind, nur noch eine, auf der Bildung Gleiches aus Gleichem beruhende, Wundheilung erfolgen, aber keine Regeneration. Diese kann nur von noch embryonal gebliebenen Elementen ausgehen, während bei der Erzeugung von Gleichem aus Gleichem fertige Elemente die Grundlage bilden. Hierin zeigt sich ein fundamentaler Unterschied zwischen den beiden Regenerationsarten, der Driesch aber völlig entgangen zu sein scheint. Und doch wirft gerade dieser fundamentale Unterschied ein helles Licht auf das eigentliche Wesen der Regeneration. Letztere Art, Gleiches aus Gleichem, kommt auch den höchsten Wirbeltieren zu. Muskeln, Nerven, Knochen werden aus vorhandenem, gleichartigen Material nach Verletzungen anstandslos regeneriert. Erstere Art aber die Regeneration von nicht Vorhandenem, kommt nur bei ontogenetisch oder phylogenetisch sehr jungen Individuen vor. Eine sehr junge Quappe kann nach Fraisse und Barfurth ihre Extremitäten regenerieren, eine ältere nicht. Damit ist doch direkt gezeigt, dass die echte Regeneration, trotz des Widerspruchs von Driesch, sehr wohl als eine partielle Wiederholung der Ontogenese bezeichnet werden darf, und nur da vor sich gehen kann, wo Zellen vorhanden sind, die noch wahrhaft embryonalen Charakter besitzen. Wir sahen nun schon weiter oben, dass die Differenzierung, wenigstens bei Anneliden und Vertebraten, von einem nicht zu umfangreichen Bezirk des Eies ausgeht und dass das übrige Material nur insofern an dem Aufbau des Embryos beteiligt ist, als es durch die während der Differenzierung statthabenden Materialverschiebungen in den Bereich der Differenzierungszone gelangt und dann mit verwendet wird. Es ist also in jungen Stadien der Entwickelung, wenn selbst die eigentliche Embryonalanlage schon recht weit differenziert ist, immer noch undifferenziertes Material vorhanden, von dem aus bei Formstörungen Regenerationsgeschehen ausgehen kann. Bei dieser Auffassung sind wir nicht genötigt, dem Ei, wie Weismann und Driesch es thun, geheimnisvolle Reservekräfte zu vindizieren. Damit ist, meine ich, dem Vorgang der Regeneration sehr viel von dem Rätselhaften genommen, das ihm bisher anhaftete. Durch Entnahme eines Organes, z. B. eines Tritonbeines, wird ein Zustand gesetzt, wie er an dieser Stelle vor Herausdifferenzierung dieses Beines bestand; sind nun an dieser Stelle

noch embryonale Zellen vorhanden, so werden diese auf ihre Kerne denselben Reiz ausüben, wie er an der gleichen Stelle von den dort während der normalen Ontogenese vorhandenen ausgeübt worden ist und zwar aus den gleichen Gründen. Auf diesen Reiz wird von seiten der totipotenten Kerne natürlich auch in gleicher Weise reagiert werden und somit an gleicher Stelle das schon einmal vorhanden gewesene Bein noch einmal erzeugt werden. Gerade die Möglichkeit, durch geeignete Schnittführung nicht nur ein neues, sondern sogar noch ein überzähliges Bein zu erzeugen, spricht klar dafür, dass hier von zweckmäßiger Regulation nicht gesprochen werden kann, sondern dass es sich nur um Reaktionen handelt, die eben unter besonderen Umständen unserem subjektiven Bewusstsein zweckmäßig erscheinen. — Auch die Beschränkungen der Regulationen verstehen wir jetzt, während sie für Driesch eigentlich ganz unverständlich sind. Nehmen wir einmal an, in den Erscheinungen der Regeneration wäre wirklich ein aktives, zweckmäßiges Verhalten des Organismus zu erblicken, wäre es da nicht merkwürdig, dass, je höher in der Tierreihe hinauf, diese so eminent wichtige Fähigkeit immer mehr abnimmt, sodass die am höchsten entwickelten Formen in Bezug auf Regulationsvermögen am schlechtesten daran sind? Driesch giebt ja selber zu, dass „alle Beschränkung der Regulationsfähigkeit, d. h. des nicht spezifisch Fixierten, durch gegebenes festes Spezifisches, was eben nach anderer Richtung Vorteile bietet, bedingt ist. Wir können mit anderen Worten sagen, feste Einrichtungen des Organismus beschränken die Regulation oder bestimmen ihr wenigstens den Umfang" (p. 125). Ja damit ist doch eigentlich ausdrücklich zugestanden, dass die Regulationsfähigkeit abhängig ist von dem Grade der Differenzierung, also nur da auftreten kann, wo noch nicht spezifisch fixierte, d. h. embryonale Elemente vorhanden sind. Wird dies aber zugestanden, wozu dann die Hilfshypothese der sekundären Potenzen? Dann lässt sich doch die Regeneration viel einfacher als partielle Wiederholung der Ontogenese auffassen, wie wir das mit obigen Zeilen versuchten. Hilfshypothesen sind gewiss bei jeder Theorie notwendig, aber überflüssige Hilfshypothesen dienen nur dazu, das Problem zu verwirren. Wir bestreiten nicht deshalb den aktiv regulierenden Charakter der Regeneration, weil es Organismen und Organsysteme giebt, die der Regenerationsfähigkeit entbehren, sondern deshalb, weil es gelingt, die Regeneration in viel einfacherer Weise, und ohne ein künstliches System von Hilfshypothesen zu verstehen, wenn man sie als Spezialfall der Ontogenese überhaupt auffasst. Regeneration tritt ein, wenn im Bereich eines durch Formstörung betroffenen Bezirkes noch embryonale, d. h. in ihrem Plasma noch nicht spezifisch-typisch veränderte Elemente vorhanden sind. Durch diese

Störung wird dieser Teil des Organismus in einen Zustand versetzt, in dem er während der Ontogenese war. Das betreffende Organ ist noch nicht gebildet, wohl aber ist Material vorhanden, das diese Bildung leisten kann. Ist solches Material nicht vorhanden, so tritt als Reaktion auf die Störung einfach Narbenbildung ein. Spricht nun einerseits diese Regenerationsfähigkeit für eine relativ ziemlich bedeutende, zeitliche Selbständigkeit in der Entwickelung der einzelnen Teile der Organismen (relative Selbstdifferenzierung), so muss doch andererseits der organische Zusammenhang zwischen der Stelle der zu erfolgenden Neubildung und dem übrigen Organismus gewahrt bleiben. Wird das nervöse Centrum der betreffenden Neuanlage zerstört, so tritt keine Regeneration ein, wie aus den neueren Arbeiten von G. Wolff (Entwickelungsphys. Stud. 2, Arch. Entw. Mech. Bd. 12) und Herbst (Arch. f. Entw. Mech. Bd. 9, p. 215, 257, Bd. 13, p. 436) hervorgeht[1]). Besonders beweisend für die Abhängigkeit der Regeneration von den nervösen Centralorganen sind die Herbst'schen Befunde: Entfernt man bei gewissen Crustaceen das Auge ohne das Ganglion, so wird ein Auge regeneriert, entfernt man aber auch noch das Ganglion, so entsteht an Stelle dessen eine Antenne. Ebenso ist bei *Planaria* die vor dem Auge gelegene, nervenfreie Kopfregion nicht im stande, Regenerationsgeschehen zu leisten.

Es mag noch erwähnt werden, dass unsere Theorie der Regeneration auch in dem Verhalten der pflanzlichen Gewebe eine Stütze findet. Neuanlagen bei Pflanzen gehen bekanntlich nur von dem sogenannten Meristem, embryonalem Gewebe, aus. Es ist eine in der Pflanzenphysiologie nun schon seit langem wohlbekannte Thatsache, dass solch meristematisches Gewebe sich mitten unter schon völlig fertig differenziertem Gewebe finden kann, gerade so wie wir postulierten, dass die Regeneration des Tritonbeines z. B. von undifferenziertem Material ausgehen solle, welches zwischen dem fertigen Beingewebe noch seinen embryonalen Charakter behalten hatte. Driesch selbst bezeichnet ja Formen, die wie *Tubularia*, *Hydra*, *Planaria*, *Clavellina lepadiformis* ein so unbeschränktes Regenerationsvermögen besitzen, ausdrücklich als meristische. In diesem Ausdruck liegt eigentlich schon das Zugeständnis, dass es Formen sind, die überall zwischen ihren fertigen Geweben noch Meristem, embryonales Material, besitzen. Auch die von Morgan Morpholaxis, von Driesch Restitution durch Umdifferenzierung etc. genannten Erscheinungen, lassen sich unschwer auf unsere Erklärung zurückführen. Wenn z. B. aus dem Irisepithel bei *Triton*

1) Die bekannte Arbeit Schaper's, Ueber die Unabhängigkeit der Entwickelung vom Nervensystem, Arch. f. Entw. Mech. Bd. 6, 1898, scheint somit endgültig widerlegt zu sein.

sich eine neue Linse bilden kann, so geschieht das, wie Wolff und Driesch selber angeben, so, dass der Neuanlage eine Entdifferenzierung vorangeht. Nun ist aber die Thatsache der Entdifferenzierung doch wohl recht problematisch. Ob nicht am Ende solche Entdifferenzierung dadurch vorgetäuscht wird, dass noch undifferenziertes Material, das zwischen den Iriszellen liegt, sich zu entwickeln beginnt? Auch die Restitutionen durch Destruktion bilden keine Handhabe gegen unsere Erklärung und dafür, dass es wirklich aktive, organische Regulationen giebt. Wir fassen diese Restitutionen so auf, dass das fertige Material infolge der Störung (eventuell, wie der zu große Pharynx bei Bruchstückchen von *Planaria*, durch mangelnde Ernährung) zu Grunde geht und das neue Geschehen aus embryonalem, also noch entwickelungsfähigem Gewebe erfolgt. Gerade über diese Vorgänge fehlen eingehende histologische Untersuchungen noch ganz, diese allein aber sind im stande, uns nähere Aufklärung zu geben, was denn nun eigentlich bei diesen Restitutionen vorgeht[1]). Wie es denn überhaupt recht wünschenswert wäre, wenn die experimentellen Forscher die Fühlung mit den Ergebnissen und Methoden der deskriptiven Morphologie nicht gar zu sehr verlören; auch aus dem rein „normalen" Geschehen lassen sich mitunter ganz schätzenswerte Belehrungen schöpfen.

Wir können unsere Behauptungen nun unmöglich an dem gesamten reichhaltigen Material prüfen, das von Driesch beigebracht wird; wird glauben auch so gezeigt zu haben, dass sich eine einfache mit den Thatsachen im Einklang stehende Theorie der Regeneration auch ohne zu Hilfenahme mehr oder weniger mystischer Reserveeigenschaften, wie Ersatzbiophoren oder sekundäre Potenzen aufstellen lässt. (Das bis jetzt Besprochene entspricht etwa den Seiten 66—140 der Org. Reg.)

Wir werden jetzt noch in Kürze des rein deskriptiven Teiles der Organischen Regulationen gedenken. Driesch zählt in diesem Teile eine ungeheure Menge von Thatsachen auf, fast alles, was auf entwickelungsphysiologischem Gebiete geleistet worden ist, findet Erwähnung, auch die botanische Litteratur wird in ausgedehntem Maße berücksichtigt. — Driesch kann mit Recht sagen, dass er in diesem ersten, deskriptiven Teile „fast das ganze Gebiet der Lebenswissenschaften durchstreift" habe. Ausführlich soll indessen hier nur das 4. Kapitel besprochen werden, das die Restitutionsregulationen behandelt, soweit das nicht schon im vergangenen Abschnitt geschehen ist. Die drei ersten Kapitel

1) Erst nach Fertigstellung dieser Arbeit kamen mir die Arbeiten von Miss Thacher, The american Naturalist Bd. XXXVI, sowie von Bardeen, A. f. E.M. Bd. XVI in die Hände.

beanspruchen auch kein allgemeineres Interesse. Driesch selbst legt sein Hauptaugenmerk auf das Lokalisationsproblem und die Restitutionen, und hat, wie mir scheint, die anderen Arten von Regulationen, also Stoffwechselregulationen (Kap. 1), Energetische Regulationen (Kap. 2), und morphologische Anpassung an Aeußeres (Kap. 3) mehr als Folie benutzt, um zu zeigen, dass es auch noch andere Arten von Regulationen, als die besonders eingehend von ihm studierten Wiederherstellungsregulationen giebt. Es ist selbstverständlich, dass er nur solche Regulationen aufführt, bei denen seiner Meinung nach, eine aktive Leistung des Organismus in Frage kommt, die also nicht nur subjektiv (statisch), sondern auch objektiv (dynamisch) teleologisch sind. Die Diskussion dieser drei ersten Kapitel würde uns neue Gesichtspunkte für die Beurteilung unseres Problems kaum liefern, und da Driesch, wie gesagt, selbst das Schwergewicht seines Werkes auf die Restitutionsregulationen gelegt hat, so glaube ich, dass wir ohne Schaden auf diese Diskussion verzichten können. Die Hauptarbeit des 4. Kapitels ist eine Analyse des Regenerationsverlaufes. Driesch unterscheidet zwei Hauptphasen der Regeneration: 1. die Anlage, 2. die Ausgestaltung. Die erstere liefert ein indifferentes, formloses Material von Zellen. Wenn Driesch diese Anlagebildung ein äquipotentielles System mit beschränkter implizierter, prospektiver Potenz nennt (p. 40), so können wir ihm darin ungefähr beistimmen. In unserer Ausdrucksweise heißt das: es bildet sich aus dem vorhandenen meristischen Material zuerst durch Zellteilung eine indifferente Anlageknospe, deren einzelne Elemente auf gleicher Differenzierungsstufe stehen. Ob freilich die Potenz dieser einzelnen Elemente eine beschränkte ist, d. h. ob sich nur das fehlende Organ aus der Anlage entwickeln könnte, oder überhaupt jedes Organ des betreffenden Organismus, das kann, wie auch Driesch zugiebt, nur durch das Experiment entschieden werden. Persönlich neigen wir natürlich letzterer Eventualität zu. Die weitere Ausgestaltung dieser Anlagebildung erfolgt nach den Regeln der allgemeinen Ontogenese; hierin sind wir mit Driesch natürlich einer Meinung (p. 48—52). Durch diese Ausgestaltung wird nun freilich nicht sofort das fertige, sondern eben ein embryonales Organ geschaffen, das erst durch Wachstum und weitere Ausgestaltung zum normalen wird; auch hierin zeigt sich absolute Uebereinstimmung mit der normalen Ontogenese. Geradezu klassisch illustriert wird z. B. bei der Regeneration der Tritonextremitäten diese Uebereinstimmung dadurch, dass hier die Regeneration streng proximalwärts erfolgt, zuerst werden die Zehen angelegt u. s. f. Dies aber ist der Gang auch der normalen Entwickelung der Vertebratenextremitäten, wie ein Blick auf die Keibel'schen Normentafeln zeigt. Was an den flossenförmigen Stummeln zuerst herausdifferen-

ziert wird, sind die Finger, resp. die Zehen. Auch die in den Häutungen entsprechenden Etappen vor sich gehende regenerative Ausgestaltung der Antennen von Crustaceen, entspricht meines Wissens genau dem Gang der normalen Entwickelung (p. 52—58). Mit dem Gesagten glaube ich das Wesentlichste von Driesch's Werk erschöpft zu haben; auf eine Fülle sehr interessanter Einzelheiten, wie z. B. Kap. 5, Teil B: Gedanken über Atmung und Assimilation hier einzugehen, musste ich mir versagen, weil sonst die Kritik leicht den Umfang des Originalwerkes erreicht hätte. Auf manches hoffe ich noch später zurückkommen zu können. Auch manche unserer eigenen Ideen, die in vorstehender Studie nur mehr aphoristisch zum Ausdruck kamen, hoffe ich bei anderer Gelegenheit noch mehr vertiefen zu können.

Fassen wir nun zusammen, was wir als Ergebnis dieser Studie zu betrachten haben: Durch exakte Fragestellung und klare Analysen ist es Driesch gelungen, die Unmöglichkeit jeder maschinellen — i. e. auf physikalisch-chemischer Basis beruhenden — Erklärung der Entwickelung darzuthun. Die notwendige Folge dieser Erkenntnis ist das Postulat einer Eigengesetzlichkeit (Autonomie) der Lebensvorgänge. Wir erkannten ferner, dass der Keim ein System sei: *ἓν ἑαυτῷ τὸ τέλος ἔχον*, und kamen so zum Begriff der Entelechie. Diese Entelechie aber mussten wir im Gegensatz zu Driesch in den Kern des Eies verlegen. Mit anderen Worten: wir waren gezwungen, dem Kern des Eies die Fähigkeit zu vindizieren, das Plasma in bestimmter Weise, bestimmter Ordnung und bestimmter Richtung umzuarbeiten, zu differenzieren. Das schließliche Ziel ist also nicht der Grund, warum der Keim sich so und nicht anders entwickelt, wie die ältere vitalistische Schule annahm, sondern der Keim kann sich kraft der ihm innewohnenden Eigenschaften nicht in anderer Weise entwickeln. Gerade so wie zwei chemische Stoffe, die eine gewisse Affinität zueinander haben, sich nicht deshalb miteinander verbinden, damit ein bestimmter Stoff von bestimmten Eigenschaften entsteht, sondern weil die und die Affinitäten so und nicht anders vorhanden sind, mussten die beiden Stoffe sich zu diesem und keinem anderen dritten Stoff verbinden. Affinitäten und Entelechien sind keine causae, sondern conditiones finales. Affinität und Entelechie sind Elementarbegriffe, das heißt Letztes, nicht weiter zu Analysierendes, sie sind als Naturgrößen eins, aber nur durch mehr oder minder komplizierte Umschreibungen lässt sich sagen, was diese Ausdrücke bedeuten. Die so gewonnene „vitalistische" Lehre enthält, wie wir gleich sehen werden, nichts, was unserem Kausalitätsschema widerspricht. Dieselbe Klarheit in der Fragestellung und unbefangene, kritische Würdigung der Thatsachen mussten wir leider bei Driesch vermissen, als wir an die Besprechung seiner Ansichten über Regene-

ration kamen. Hier fanden wir Driesch, natürlich ohne dass er sich dessen bewusst war, voreingenommen, dogmatisch. Hier wird er Vitalist im alten Sinne, wo Vitalismus gleichbedeutend ist mit Teleologie. Er ging, nachdem er erkannt hatte, dass eine Eigengesetzlichkeit der Lebensvorgänge sicher vorhanden sei, von der vorgefassten Meinung aus, dass auch bei der Regeneration, abgesehen von dem, was bei jedem Lebensgeschehen autonom ist, noch ganz besondere, geheimnisvolle Kräfte thätig sein müssten. Auf die Erforschung dieser Kräfte ist sein Bemühen gerichtet, er fragt gar nicht erst, ob sich denn die Phänomene der Regeneration nicht auch anders erklären lassen. Diese Frage nun haben wir gestellt und wir fanden, dass die Regeneration sich restlos auf die Gesetze der normalen Ontogenese zurückführen lässt. Wir mussten daher den Ausdruck Organische Regulationen mit allem, was drum und dran hängt, ablehnen. Sekundäre Potenzen stehen auf einem Brett mit Reserveidioplasson und anderen schönen Dingen, es sind einer vorgefassten Meinung zu Liebe ersonnene Hilfshypothesen; Regeneration kann nur dann erfolgen, wenn noch meristematisches, d. h. unverarbeitetes Material vorhanden ist. Diese Hypothese ist gut fundiert erstens durch die Thatsache, dass bei Pflanzen, wie wir schon lange wissen, meristematisches Gewebe sich mitten unter Dauergewebe finden kann; zweitens durch die Beobachtung, dass die Differenzierung eines sich entwickelnden Keimes von einer beschränkten Stelle ausgeht und dass das Restmaterial nur succesive zum Aufbau des Embryos verwandt wird (Kopsch), also während der Entwickelung geraume Zeit ein zu Ersatzleistungen befähigtes, noch unausgebautes Reservematerial vorhanden ist; drittens durch die Erfahrungsthatsache, dass wirkliche Restitutionen nur an phylogenetisch oder ontogenetisch sehr jungen Individuen erfolgen. Der Vitalismus also, dem wir zuneigen, ist frei von allem teleologischen Beigeschmack (als ob etwas von einer ziel- und zweckbewussten Intelligenz geschaffen wird). Wir schreiben, wir wiederholen es noch einmal, dem Kern nichts weiter zu als die Fähigkeit, das Plasma auf bestimmte Reize hin in ganz bestimmter Weise umzuarbeiten. Wir suchten den ersten Differenzierungsreiz in der (eventuell von außen geschaffenen) Anisotropie des Keimes, das erste so entstandene Organ ist Auslösungsursache für das Zweite, u. s. f. Wird diese Abfolge von Ursache und Wirkung gestört, so kann keine typische Entwickelung erfolgen. Diese Eigenschaft des Keimes in dieser spezifisch-typischen Weise zu reagieren, nennen wir seine Entelechie. Sie reiht sich als Drittes den Konstanten zweiter Art der Physik und den Affinitäten der Chemie an. Das Ziel soll nicht erreicht werden, es muss erreicht werden. Der Keim kann sich den ihm innewohnenden Eigenschaften nach gar nicht anders verhalten. Man sieht das Kausalitätsschema, die Ab-

folge von Ursache und Wirkung wird bei unserer vitalistischen Auffassung gerade so gut gewahrt wie bei der materialistischen. „Was uns vom dogmatischen Materialisten unterscheidet, ist also nicht eine andere Auffassung über die Notwendigkeit der Naturvorgänge, sondern ist dieses: dass wir die Bedingungen zu dieser Notwendigkeit als intensive Größen denken, während der Dogmatiker meint, sie als extensive Größen als ein Nebeneinander im Raum, denken zu können" (Org. Reg. p. 215). [41]

Freiburg i. B., 2. Februar 1903.

Ueber die Einwirkung des Alkohols auf die Entwickelung der Seeigel.

Vorläufige Mitteilung

von Dr. Heinrich Ernst Ziegler, Professor an der Universität Jena.

Vor fünf Jahren habe ich in der Zoologischen Station in Neapel einige Versuche angestellt, welche die Wirkung des Alkohols auf die Entwickelung der Seeigel betrafen. Ich hatte nicht nur die Absicht, die pharmakologische Wirkung des Alkohols zu beobachten, sondern war mehr von den Gesichtspunkten der Entwickelungsmechanik geleitet, indem ich hoffte, bemerkenswerte Abänderungen der Entwickelung zu erhalten. Im Frühjahr des Jahres 1902 arbeitete ich einige Wochen in dem Russischen Zoologischen Laboratorium in Villefranche sur mer (Villafranca) und benützte diese Gelegenheit, um die früheren Resultate durch neue Versuche zu bestätigen und zu erweitern.

Da ich die ausführliche Mitteilung zur Zeit nicht veröffentlichen kann — weil mir dringlichere Arbeiten vorliegen — so will ich einstweilen die wichtigsten Ergebnisse hier in kurzer Form bekannt geben[1]).

Ich berichte zuerst über einige Versuchsreihen, welche ich in Neapel mit den Eiern von *Echinus microtuberculatus* Bl. anstellte (im März und April 1897). Ich übertrug die Eier am Anfang der Furchung (nämlich im Zweizellenstadium), in Seewasser mit verschiedenem Alkoholgehalt, wobei selbstverständlich eine Kontroll-Kultur in reinem Seewasser nebenhergeführt wurde. Drei derartige Versuchsreihen ergaben übereinstimmende Resultate, welche ich in vereinfachter Weise[2]) in Tabelle I dargestellt habe.

---

1) Auf der Zoologen-Versammlung in Gießen (Pfingsten 1902) habe ich mündlich über meine Versuche berichtet.

2) Außer den in der Tabelle erwähnten Alkoholmischungen von 1, 2 und 4 % wurden auch Mischungen von 1/2, 1 1/2 und 3 % verwandt, welche ich aber hier bei Seite lasse. Alle Prozentzahlen bedeuten Volumprozente, nicht Gewichtsprozente.

Tabelle I.

	2. Tag (nach 22 Stunden)	3. Tag (nach 45 Stunden)	4. Tag (nach 69 Stunden)
Kein Alkohol	Lebhaft schwimmende Blastulae mit beginnender Gastrulation.	Larven mit Urdarm, mit Skelett und hervorwachsenden Armen.	*Pluteus*-Larven mit längeren Armen (ähnlich wie Fig. 4).
Alkohol 1 %	Lebhaft schwimmende Blastulae mit beginnender Gastrulation wie normal.	Larven mit Urdarm, zum Teil wie normal, zum Teil zurückgeblieben.	Larven mit Armen, ähnlich den normalen *Pluteus*-Larven, aber meist kleiner.
Alkohol 2 %	Blastulae noch ohne beginnende Gastrulation, meist am Boden des Gefäßes (nicht schwimmend, aber flimmernd).	Gastrulae meist mit unvollständig (seltener mit vollständig) eingestülptem Urdarm, meist ohne Beginn der Armbildung, viele mit zu kleinem Blastocoel oder mit anormaler Lagerung der Mesenchymzellen.	Gastrulae mit unvollkommenem Skelett, meist ohne Arme, oft mit unregelmäßig liegenden Mesenchymzellen u. zu kleinem Blastocoel.
Alkohol 4 %	Keine Blastulae; nur zerfallende Furchungsstadien.		

Bei manchen Versuchen zeigte der Alkohol eine stärker schädigende Wirkung, indem z. B. bei 2 % Alkohol am vierten Tag schon alles abgestorben war. Solche kleine Unterschiede zwischen den gleichartigen Versuchsreihen sind häufig und erklären sich daraus, dass die Eier verschiedener Muttertiere sowie die Spermatozoen der Vatertiere nicht immer in dem besten Reifezustand sind und dem Embryo nicht immer die gleiche Lebenskraft geben.

Im ganzen konnte ich aus den mit Eiern von *Echinus microtuberculatus* angestellten Versuchen folgende Schlüsse ziehen:

1. Ein Alkoholgehalt von ½ % oder 1 % schädigt die Entwickelung bei manchen Individuen nicht in erheblicher Weise, so dass normale *Pluteus*-Larven entstehen können[1]). Es giebt aber individuelle Unterschiede unter den Nachkommen derselben Eltern-Tiere; ein solcher Alkoholgehalt, welcher die widerstandsfähigeren Individuen einige Zeit hindurch kaum merklich schädigt, pflegt bei zahlreichen anderen Individuen die Entwickelung zu stören oder zu hemmen. Je höher der Alkoholgehalt ist, ein um so kleinerer Bruchteil der Individuen vermag das Blastulastadium oder spätere Stadien zu erreichen.

2. Wenn 2 % Alkohol dem Seewasser beigemengt sind, wird

1) Die Weiterzüchtung von Seeigel-Larven über das *Pluteus*-Stadium hinaus ist bekanntlich im Laboratorium überhaupt nicht möglich.

die Entwickelung in erheblicher Weise gestört[1]). Die Furchung wird etwas verlangsamt, viele Eier furchen sich anormal, es entsteht nur eine kleine Zahl von Blastulae, unter welchen manche ein zu kleines Blastocoel und eine relativ zu große Zahl von Mesenchymzellen besitzen. Ferner findet die Gastrulation in verlangsamter Weise statt. Die Mesenchymzellen nehmen nicht die normale Anordnung an; wenn ein Skelett gebildet wird, so erscheint es verspätet, in anormaler Lage oder hat anormale Form. *Pluteus*-Larven mit wohl ausgebildeten Armen werden nicht gebildet.

3. Wenn 3% Alkohol dem Seewasser beigemengt sind, gehen nur aus wenigen Eiern Blastulae hervor; diese haben ein anormales Aussehen und sind der Gastrulation nicht mehr fähig. — Bei 4% Alkohol können keine Blastulae mehr entstehen.

Was die Furchung unter der Einwirkung des Alkohols betrifft, so sind die Störungen ähnlich wie sie auch durch andere Reagentien verschiedener Art und auch durch verdünntes oder konzentriertes Seewasser hervorgerufen werden. Es ist dies wohl begreiflich, wenn man bedenkt, dass alle verschiedenen Ursachen, welche die Intensität der Kräfte der Zellteilung herabsetzen, ähnliche Folgen haben müssen.

Ich habe einige Fälle anormaler Furchung genauer untersucht und werde darüber später an anderer Stelle berichten. Die Störungen der Furchung zeigen sich zunächst in einer Verzögerung der Teilungen, sodann im Ausbleiben der Zellteilung nach der stattfindenden Kernteilung, sowie im Auftreten von multipolaren Kernteilungsfiguren[2]); ein Teil der

---

1) Es scheint, dass man schon zweiprozentigen Alkohol und noch mehr vierprozentigen Alkohol ganz allgemein als Gift für tierische Zellen ansehen kann. Auch da, wo ein Einfluss auf das Nervensystem nicht in Betracht kommt, wirkt er direkt auf die Zellsubstanz der Furchungszellen oder Gewebezellen. Rauber untersuchte die Wirkung des Alkohols auf verschiedene Pflanzen und Tiere, und ich erwähne von seinen zahlreichen Experimenten nur diejenigen mit einem ciliaten Infusorium, *Opalina ranarum*, welches durch Alkohol von der genannten Konzentration in wenigen Stunden getötet wird, und diejenigen mit dem Süßwasserpolypen *Hydra fusca*, welcher durch vierprozentigen Alkohol in kurzer Zeit zum völligen Zerfall gebracht wurde (A. Rauber, Wirkungen des Alkohols auf Tiere und Pflanzen. Leipzig 1902).

2) Beiläufig mag noch eine eigentümliche Abänderung des Furchungsbildes erwähnt werden, welche ich früher schon beschrieben habe. Bei der in zweiprozentigem Alkohol verlaufenden Furchung tritt in einzelnen Fällen ein Kranz von Körnchen an der Peripherie der Attraktionssphäre auf, so dass man die Grenze der Attraktionssphäre sehr deutlich sieht und ihre Formveränderungen während der Teilungen sehr gut verfolgen kann (Archiv für Entwickelungsmechanik, 6. Bd., 1898, p. 257 u. Taf. XIII, Fig. 20 u. 21). Später hat Fischel durch Neutralrot eine Färbung von Körnchen erreicht, welche in ganz ähnlicher Weise einen Kranz um die Attraktionssphäre bildeten (A. Fischel, Ueber vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anatomische Hefte, Heft 37, 1899).

Furchungszellen setzt also die Teilung nicht fort, so dass der Haufen von Blastomeren oft zum Teil aus kleinen, zum Teil aus sehr großen Blastomeren besteht. In solchem Fall pflegen die kleineren Zellen sich meistens zu einer Blastula zusammenzuschließen, welche die großen Zellen in sich aufnimmt oder an welcher die großen Zellen außen anhängen. — Bei höheren Graden der Schädigung schreitet die Furchung nicht mehr fort und die Blastomeren zerfallen.

Der Alkohol beeinflusst nicht allein die Zellteilungen, er hat auf andere Vorgänge des Zelllebens, insbesondere auf die Zellenbewegung eine noch stärkere Wirkung. Daher verzögert er die Gastrulation (bei der Konzentration 1—2 %) oder hemmt dieselbe (bei höherer Konzentration). Der Einfluss des Alkohols stört also die Zellenbewegungen, welche die Einstülpung bedingen[1]). — Ebenfalls auf einer Hemmung von Zellenbewegungen beruht es, wenn die Mesenchymzellen sich nicht in der normalen Weise anordnen, und wenn das Skelett nicht normal zur Ausbildung kommt. Denn bei der normalen Entwickelung nehmen die Mesenchymzellen auf Grund von Reizen (die nicht genauer bestimmt sind) eine ganz gesetzmäßige Lage in der Gastrula an, aber bei einem gewissen Alkoholgehalt (etwa von 1 % an) wird diese Anordnung nur in unvollkommener Weise erreicht, sei es weil die Beweglichkeit, sei es weil die Reizempfindlichkeit der Zellen herabgesetzt ist, sei es weil die Reize nicht mehr in voller Weise vorhanden sind[2]). Die Ausbildung des Skelettes ist von der Anordnung der Mesenchymzellen abhängig, und die unvollkommene Entwickelung des Skeletts folgt (zum Teil wenigstens) aus der Hemmung der Bewegungen der Mesenchymzellen. Denn in der normalen Entwickelung wird den auswachsenden Aesten des Skeletts ihr Weg durch Mesenchymzellen vorgezeichnet, folglich beruht unrichtiges Auswachsen der Skelettäste auf anormaler Lage oder unrichtigem Verhalten der betreffenden Mesenchymzellen.

Ich gehe nun zu den neueren Versuchen über, welche ich im Frühjahr 1902 in Villefranche sur mer an einer anderen

1) Es scheint, dass die Einstülpung bei der Gastrulation in den meisten Fällen auf einer aktiven Formveränderung der Entodermzellen oder auf aktivem Wandern derselben beruht. Vergl. L. Rhumbler, Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. Archiv. f. Entwickelungsmechanik, 14. Bd., 1902.

2) Es ist wahrscheinlich, dass die Reize, welche die Anordnung der Mesenchymzellen bedingen, von Zellen des Ektoderms ausgehen. Wie Driesch beobachtet hat, wandern die Mesenchymzellen, wenn man sie durch Schütteln der Larven in anormale Lage bringt, alle oder fast alle an die normale Stelle zurück, und wird nachher ein normales Skelett gebildet (H. Driesch, Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von *Echinus microtuberculatus*, Archiv. f. Entwickelungsmechanik, 3. Bd., 1896).

Seeigel-Species, nämlich an *Strongylocentrotus lividus* Br. angestellt habe. Ich berichte zunächst über eine Versuchsreihe, bei welcher die Eier beim Beginn der Furchung im Zweizellenstadium in Seewasser mit 1 %, 1,7 % und 2,5 % Alkohol übertragen wurden[1]). Die Beobachtungen vom 2. bis 4. Tag sind in der Tabelle II zusammengestellt, und die Resultate haben mit denjenigen von Tabelle I große Aehnlichkeit.

Tabelle II.

	2. Tag (nach 24 Stunden)	3. Tag (nach 48 Stunden)	4. Tag (nach 72 Stunden)
Kein Alkohol	Blastulae schwimmend, mit beginnender Einwanderung des Mesenchyms.	Gastrulae mit völlig eingestülptem Urdarm und kleinen Dreistrahlern des Skeletts.	Gastrulae mit Skelett und hervortretenden Armen.
Alkohol 1 %	Viele Blastulae schwimmend, mit beginnender Einwanderung der Mesenchymzellen, viele Blastulae nicht schwimmend (am Boden liegend).	Gastrulae; Urdarm oft noch nicht völlig eingestülpt.	Gastrulae, fast alle mit Skelett, aber meist mit unvollkommenem Skelett.
Alkohol 1,7 %	Blastulae teils schwimmend, fast wie normal, teils nicht schwimmend.	Gastrulae; Urdarm meist noch nicht völlig eingestülpt, oft erst kurz. Blastocoel meist kleiner als normal.	Gastrulae, manche mit Skelett, das aber zu klein und unregelmäßig ist; viele ohne Skelett.
Alkohol 2,5 %	Blastulae nicht schwimmend, meist zu dickwandig, meist mit zu kleinem Blastocoel oder ohne Blastocoel.	Blastulae mit kleinem Blastocoel oder ohne Blastocoel, manche am vegetativen Pol abgeflacht.	Blastulae mit dellenartiger Gastralbucht oder mit einer Abflachung am vegetativen Pol, meist nicht schwimmend, Skelett sehr klein oder fehlend.

Am 5. und 6. Tage entwickelten sich die normalen Larven zu schlanken *Pluteus*-Formen mit langen Armen. Von den in 1 % Alkohol befindlichen Larven bildeten sich manche in ähnlicher Weise wie die normalen zu *Pluteus*-Larven aus, viele erhielten aber ein asymetrisches oder sonst anormales Skelett. In erhöhtem Maße zeigte sich die Anormalität des Skeletts und die zu kleine oder unvollkommene Entwickelung desselben bei denjenigen Larven, welche in 1,7 % Alkohol sich befanden; manche dieser Larven blieben sogar ohne Skelett[1]). Diejenigen

1) Ich hatte 25 ccm Alkohol absolutus mit 25 ccm Seewasser gemischt. Von dieser Mischung wurden je 10 ccm auf 200, auf 300 und auf 500 ccm Seewasser genommen, woraus sich die obengenannten Prozentgehalte ergeben.

2) Von den Larven, welche ein unvollkommenes oder unregelmäßiges Skelett hatten, wurde ein Teil in reines Seewasser übertragen. Bei diesen Larven ent-

Larven, welche in 2,5 % Alkohol waren, kamen über das obenbezeichnete Stadium nicht hinaus, vollzogen also die Gastrulation nicht; das Skelett blieb klein und unvollkommen oder fehlte gänzlich; am fünften Tage waren von diesen Larven einige noch lebend, am sechsten Tage waren alle abgestorben.

In Fig. 1—3 sind drei Larven dargestellt, welche sämtlich zwei Tage (48 Stunden) alt sind. Fig. 1 zeigt eine normale Larve dieses Alters; man beachte die durch Einstülpung entstandene Urdarmhöhle, ferner unten den Urmund (Blastoporus), oben die Scheitelplatte, zwischen dem Ektoderm und der Darmwand das Blastocoel, darin die Mesenchymzellen, rechts und links in einer Gruppe von Mesenchymzellen die dreistrahlige Anlage des Skeletts.

Fig. 2 stellt eine Larve desselben Alters dar, welche in der 1,7 prozentigen Alkoholmischung entstanden ist. Man sieht, dass

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

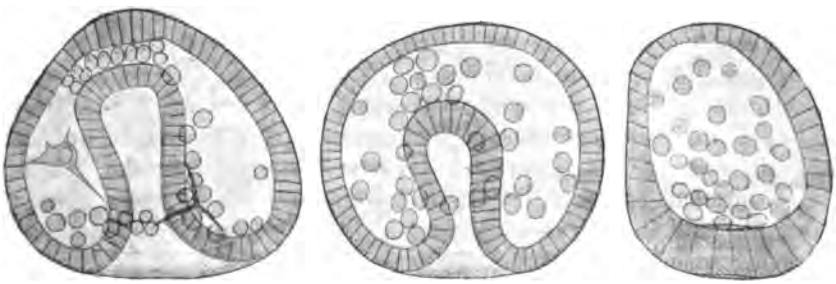


Fig. 1—3. Larven von *Strongylocentrotus lividus,* 48 Stunden alt.
Fig. 1 normale Larve, Fig. 2 Entwickelung in 1,7 % Alkohol,
Fig. 3 Entwickelung in 2,5 % Alkohol.
Vergrößerung bei allen Figuren 300.

die Einstülpung der Gastralhöhle nicht soweit gediehen ist und dass die Mesenchymzellen nicht die regelmäßige Lage angenommen haben. Ein Skelett ist nicht gebildet.

Fig. 3 zeigt eine Larve, welche ebenso alt ist, aber in einer Alkoholmischung von 2,5 % sich entwickelt hat. Eine Urdarmhöhle ist nicht vorhanden, nur eine Abflachung und geringe Einbuchtung am vegetativen Pol kann als Andeutung der Gastrulation angesehen werden. Die primäre Leibeshöhle (das Blastocoel) ist zu klein, und die Mesenchymzellen liegen darin ohne jede Regelmäßigkeit. — Man sieht, dass ein großer Unterschied zwischen der Larve Fig. 1 und Fig. 3 besteht und dass Fig. 2 eine Mittelstellung ein-

---

wickelte sich das Skelett bedeutend besser als bei den übrigen. Es fand hier offenbar eine Regulierung des bestehenden Skelettes statt, da (wie ich auch in anderen Fällen beobachtet habe) die Kalkstäbe des Skelettes teilweise aufgelöst und neu gebildet werden können.

nimmt. Die hemmende Einwirkung des Alkohols tritt so in sehr anschaulicher Weise hervor.

Zu dieser Versuchsreihe kam dann noch eine andere hinzu, welche ähnliche Resultate ergab und zur Bestätigung der ersten diente. — Vergleicht man die Resultate dieser Versuche an *Strongylocentrotus lividus* mit den früheren Versuchen an *Echinus microtuberculatus*, so erkennt man leicht die Uebereinstimmung. Die Schlüsse, welche oben aus den Beobachtungen bei *Echinus microtuberculatus* gezogen wurden (p. 449), passen auch zu den Ergebnissen bei *Strongylocentrotus lividus*. Die entwickelungshemmende und schädigende Wirkung des Alkohols zeigt sich bei beiden Seeigelarten in ganz ähnlicher Weise.

Schließlich wollen wir noch die skelettlosen Larven ins Auge fassen. Wie oben gesagt wurde, erhält man bei den Alkoholversuchen oft Larven, die gar kein Skelett haben oder nur eine kleine Skelettanlage besitzen, welche die äußere Form der Larve nicht beeinflusst[1]). Diese Larven scheinen mir in vergleichend-embryologischer Hinsicht von besonderer Bedeutung zu sein.

Denn die Form der Echinodermen-Larven ist durch das Skelett bedingt; insbesondere beruht das Auswachsen der Arme auf dem Auswachsen der Skelettstäbe. Da die Entwickelung der Skelettstäbe offenbar etwas phylogenetisch Jüngeres ist, so kann man annehmen, dass die Larve ohne Stäbe einer älteren phylogenetischen Stufe entspricht.

Fig. 4 zeigt den Verlauf der Wimperschnur bei einer normalen *Pluteus*-Larve von *Strongylocentrotus lividus*. Die Wimperschnur geht über den Mundschirm (an dessen Ventralseite der Mund gelegen ist), läuft an der Dorsalseite der Arme bis zur Spitze der Arme, kehrt an der Ventralseite der Arme zurück und geht an der Ventralseite der Larve über dem After bogenartig von dem einen Arm zum andern. — In Fig. 5 sieht man den Verlauf der Wimperschnur bei einer in 1,7 % Alkohol gezogenen Larve, welche nur ein unvollkommenes und die Form der Larve nicht beeinflussendes Skelett gebildet hat. Während die Wimperschnur bei der normalen Larve über die Arme geht, hat sie bei skelettlosen Larven (oder bei Larven mit unvollkommenem Skelett) einen viel einfacheren Verlauf (Fig. 5), welcher nicht allein an die ersten Larven-

1) Solche Larven, welche kein Skelett entwickeln oder nur ein rudimentäres Skelett haben, sind schon öfters bei Versuchen anderer Art gefunden worden. Z. B. erhielt Herbst solche Larven, als er die Entwickelung der Seeigel in einer Salzlösung beobachtete, welche kein kohlensaures Calcium und kein schwefelsaures Calcium enthielt, aber sonst dem Seewasser entsprechend zusammengesetzt war (Curt Herbst, Ueber die zur Entwickelung der Seeigellarven notwendigen Stoffe, Archiv f. Entwickelungsmechanik, 5. Bd., 1897).

stadien der Seeigel- und Ophiurenlarven (junge *Pluteus*-Formen), sondern auch an die ersten Larvenstadien der Holothurien (junge *Auricularia*-Formen) erinnert.

Es hat sich schon in manchen Fällen gezeigt, dass eine experimentell-embryologische, also eine sogenannte entwickelungsmechanische Untersuchung ein Resultat ergeben hat, welches auch in morphologischer Hinsicht Bedeutung erlangt. Auch das ebengenannte Ergebnis bildet dafür ein Beispiel: In Alkoholmischungen gezogene Larven der Seeigel zeigen uns eine phylogenetisch primitivere Larvenform der Echinodermen.

Fig. 4.

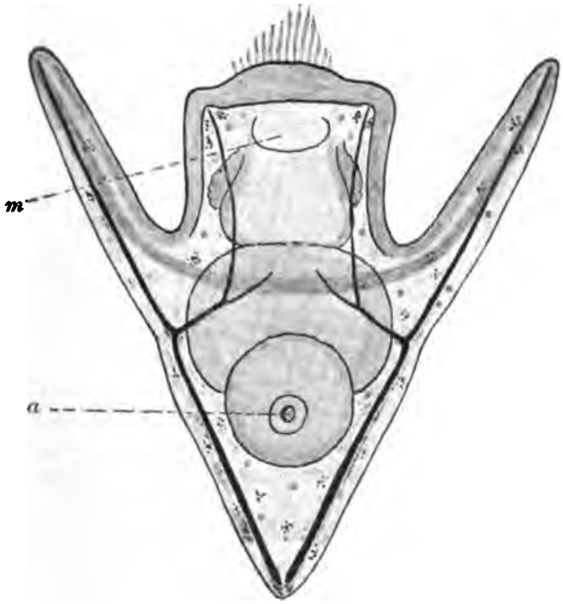


Fig. 5.

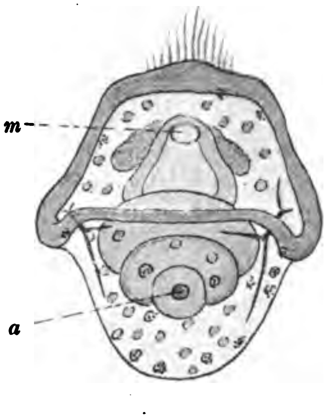


Fig. 4 u. 5 Larven von *Strongylocentrotus lividus*, 6 Tage alt, von der Ventralseite gesehen.
Fig. 4 Normale Larve mit vollkommenem Skelett. Fig. 5 Larve mit verkümmertem Skelett (aus einer 1,7 prozentigen Alkoholmischung). Vergrößerung bei beiden Figuren 270.
***m* = Mund, *a* = After. Die Skelettstäbe sind schwarz gezeichnet.**

Jena, Zoologisches Institut der Universität. Dezember 1902.

Aug. Garcke. Illustrierte Flora von Deutschland.

19. neubearbeitete Auflage, mit 770 Originalabbildungen.
Paul Parey, Berlin 1903, 8°, 795 S.

Eine Flora, die nach 53 Jahren in 19. Auflage erscheint, braucht keine weitere Empfehlung. Es sei aber darauf aufmerksam gemacht, dass sie, bei vollständiger

Erhaltung der alten Vorzüge, eine wesentliche Verbesserung erfahren hat: von jeder Gattung ist mindestens eine wichtige Art bildlich dargestellt worden. So wenig Platz diese Figuren einnehmen, so sind sie doch sehr klar und charakteristisch, und da sie die wichtigen Formteile der betreffenden Art darstellen, werden sie einem Anfänger das Verständnis der Diagnosen außerordentlich erleichtern.

Für den erfahrenen Sammler, der vielleicht schon mit anderen Florenwerken vertraut ist, empfiehlt sich diese Flora besonders durch die Sorgfalt, die auf die richtige Wahl und vollständige Anführung der Synonymen und den unverkürzten Abdruck aller selteneren Autornamen verwendet worden ist. W. [32]

Felix Auerbach (Jena). Die Grundbegriffe der modernen Naturlehre.

Kl. 8. 156 S. 79 Figuren. Leipzig 1902. B. G. Teubner.

Unter dem Titel „Aus Natur und Geisteswelt“ erscheint im Teubner'schen Verlag eine Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen aus allen Gebieten des Wissens. Das oben bezeichnete 40. Bändchen dieser Sammlung giebt den Inhalt eines von dem Verfasser über die allgemeinen Grundbegriffe der modernen Physik gehaltenen Ferienkurses wieder. Es wendet sich an Leser, welche die Physik nicht aus eigenen eingehenden Studien kennen, aber die allgemeinen Lehrsätze, zu denen die Wissenschaft in Bezug auf jene Grundbegriffe gelangt ist, kennen lernen wollen. Da es dem Verfasser gelungen ist, ohne gelehrten Apparat, insbesondere ohne mathematische Formeln jene in allen Naturwissenschaften eine so wichtige Rolle spielenden Grundbegriffe klar und allgemein verständlich zu entwickeln, wird ein Hinweis auf das Buch wohl auch für manchen unsrer Leser von Nutzen sein.

J. R. [53]

R. Wiedersheim. Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit.

Dritte Auflage. Gr. 8. VIII und 243 S. 131 Figuren. Tübingen. Laupp'sche Buchhandlung. 1902.

Dass dieses Buch, dessen zweite Auflage wir vor 10 Jahren (Bd. XIV S. 751) anzeigten, abermals neu aufgelegt worden ist, legt Zeugnis dafür ab, dass die Anschauungen, welche ihm zu grunde liegen, noch immer lebhafter Anerkennung sich erfreuen. Der Verfasser hat es einer durchgreifenden Ueberarbeitung unterzogen und viele neuere Untersuchungen verwertet, so dass es vielfache Belehrung auch denen bietet, welche mit den Grundlehren desselben schon vertraut sind. Sehr dankenswert ist die Beigabe eines genau gearbeiteten Sachregisters. P. [52]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von
Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,
herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 1. Juli 1903. № 13.

Ueber den Schleim und seine biologische Bedeutung.

Von Dr. B. Schröder.

(Vortrag, gehalten in der biologischen Gesellschaft zu Breslau.)

Unter den Organismen, die beständig im Wasser oder im Feuchten leben oder die eine amphibische Lebensweise führen, ist die überwiegende Mehrzahl auf ihrer Körperoberfläche ganz oder teilweise mit Schleim überzogen. Aber auch bei echten Landpflanzen und -tieren kommen Schleimbildungen, jedoch mehr innerhalb ihres Körpers vor. Es sei z. B. an die schleimführenden Schläuche bei den Liliaceen, den Orchisknollen, den Malvaceen u. a. erinnert, oder an den Schleim der Mistelbeeren und der Quitten, sowie an denjenigen in den Epidermiszellen vieler Rutaceen. Bei den landbewohnenden Wirbeltieren sei des Schleimes gedacht, den die Schleimhäute der Luftwege, des Darmtraktus, einiger Sinnesorgane und teilweise des Urogenitalsystems etc. secernieren.

Ueber die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Schleime ist wenig bekannt, wie man überhaupt dem Schleime, abgesehen von demjenigen der Speicheldrüsen (14), bisher nur geringere Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Die ersten grundlegenden Untersuchungen verdanken wir Graham. Er unterscheidet „zwei verschiedene Welten der Materie“, nämlich Kristalloide und Kolloide. Zu ersteren rechnet er die Stoffe, die als Lösung durch Membranen in reines Wasser diffundieren, zu letzteren diejenigen, denen diese Eigenschaft ab-

geht. Eine so scharfe Trennung zwischen den genannten Stoffen lässt sich heute nicht mehr aufrecht erhalten, da die neuere physikalische Chemie Beweise dafür erbracht hat, dass Membranen selbst für Eiweiß permeabel sind (8), wenn auch das Diffundieren dieses Kolloids sehr langsam vor sich geht. Den Gallertzustand kolloidaler Körper nannte Graham „Gel" und eine mit Wasser imbibierte Gallert bezeichnet er als „Hydrogel". Die Schleime gehören zu einer Gruppe organischer Kolloide, die durch Wasser quellbar sind, also zu den organischen Hydrogelen. Obgleich wir es in biophysischer wie in biochemischer Hinsicht bei den Schleimen mit verschiedenen Dingen zu thun haben, empfiehlt es sich vorläufig, in Rücksicht auf unsere ungenügende Kenntnis der Schleime, dieselben nur von ganz allgemeinen Gesichtspunkten zu betrachten.

Meist ist der Schleim hyalin, mitunter auch opalisierend oder milchweiß, seltener durch Metalloxyde verschieden gefärbt. Die Schleimhüllen der Mikroorganismen sind oft so durchsichtig, dass sie nicht ohne weiteres wahrgenommen werden können und deshalb vielfach übersehen wurden. Man hat mit Erfolg zur Sichtbarmachung solcher Schleimhüllen Einlegung der betreffenden Objekte in frisches Blutserum (15) angewendet, das einen anderen Brechungsindex als Wasser besitzt. Noch vorteilhafter ist Einlegung in flüssige Tusche oder in im Wasser suspendierte Karminkörnchen. Für gewöhnlich ist der Schleim halbflüssig, weich, klebrig, fadenziehend, und erst in älteren Stadien oder an der Luft erstarrt oder gelatiniert der Schleim und wird zähe bis knorpelig. In letzterem Falle bezeichnet man ihn wohl mitunter als Gallert. Entweder ist die Gallert in den äußeren Schichten fester als innen, oder sie löst sich namentlich bei im Wasser befindlichen Organismen außen allmählich auf. Stets enthält der Schleim sehr viel Wasser und wenig organische Substanz, letztere beträgt oft nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ %. Glycerin, Alkohol, konzentrierte Säuren und Salzlösungen entziehen dem Schleime einen Teil seines Wassers und veranlassen erhebliche Schrumpfungen. Wäscht man die genannten Stoffe mit Wasser wieder aus, so nimmt der Schleim seine frühere Ausdehnung wieder an. Man kann an Schleimstielen diesen Vorgang des Schrumpfens und des bei Zusatz von reichlichem Wasser wieder erfolgten Aufquellens unter dem Mikroskop verfolgen und mehrfach wiederholen. Ueberhaupt ist die Quellbarkeit des Schleimes außerordentlich groß, wenn frisch secernierter Schleim in Berührung mit Wasser kommt. Schneidet man z. B. unbefruchtete Eier eines Frosches, die nach ihrem Durchgange durch die Ovidukte mit Schleim umhüllt sind, aus dem Uterus heraus und bringt sie in eine Schale, worauf man die Eier mit Wasser übergießt, so quellen die Schleimhüllen zu großen Laichhaufen auf. Ueber den Vorgang der Quellung des Schleimes hat Bütschli (3) eingehende Untersuchungen angestellt.

Er fand an sehr verschiedenen Schleimen mit Hilfe des Mikroskopes waben- oder netzartige Strukturen. Nach ihm haben wir uns die Quellung des Schleimes so vorzustellen, dass die im Stadium des Austretens des wasserfreien Schleimes aus dem schleimbildenden Stoffe noch ganz oder nahezu ganz geschlossenen Waben sich mit Wasser füllen und ausgedehnt werden, so dass die Waben im optischen Querschnitte ein relativ weitmaschiges Netzwerk darstellen (27). Ausgetrockneter Schleim wird fest und nimmt eine häutig-hornartige Beschaffenheit an.

In chemischer Hinsicht enthalten viele Schleime Mucin oder Glycoproteïde, die aus Verbindungen von Eiweiß mit Paramucin, Glucosamin oder anderen Kohlehydraten bestehen. Namentlich wurde der Schneckenschleim und andere tierische Schleime, sowie derjenige in den Knollen von *Dioscorea batatas* und *D. japonica* daraufhin genauer studiert. Die Elementaranalysen gaben fast übereinstimmend einen Schwefelgehalt von 17 % und einen Gehalt an Stickstoff von 13,5 % (26). Die tierischen wie die pflanzlichen Schleime sind vorwiegend basophil. Sie färben sich am ehesten noch mit basischen Theerfarbstoffen, namentlich mit Thionin, Methylenblau, Safranin oder Neutralrot, also mit denjenigen Farbstoffen, die Overton kürzlich als „vitale Farbstoffe" bezeichnet hat (19). Einen ausschließlich Schleim färbenden Farbstoff giebt es nicht. Es treten aber auch mitunter Schleime auf, die eine gewisse Neigung zur Aufnahme saurer Farbstoffe, wie der Rosolsäure oder dem Korallin, dem Kongorot, dem Tropaeolin u. a. haben. Formol härtet viele Schleime. Verdünnte Kalilauge oder Eau de Javelle lösen sie gewöhnlich auf.

Die Entstehung der Schleime geschieht im allgemeinen auf zweifache Weise, so dass man nach dem Orte ihrer Herkunft von Plasma- und von Membranschleimen sprechen (24. 28) könnte. Was die ersteren anbetrifft, so sondert das Cytoplasma gewisser Zellen oder einzelliger Organismen Schleim ab, der durch vorgebildete Membranporen, vielleicht in manchen Fällen auch durch die für Schleim permeable oder semipermeable Membran selbst, nach außen oder an die Oberfläche gelangt. Bei den Membranschleimen wird die Membran in ihren äußeren oder inneren Teilen oder gänzlich in Schleim umgewandelt.

Als Beispiel für die Bildung plasmatischen Schleimes mögen die Desmidiaceen dienen. Schon seit Nägeli, und namentlich neuerdings durch Lütkemüller (12) wissen wir, dass die Membran der Desmidiaceen mikroskopisch sichtbare Poren von verschiedener Weite des Porenlumens aufweist. Entweder sind diese Poren über die ganze Membran gleichmäßig verteilt, oder sie sind lokalisiert. Durch dieselben gelangt der vom Cytoplasma secernierte wasserfreie Schleim heraus und verquillt unter Wasserauf-

nahme zu Schleimhüllen oder Schleimstielen. Durch Farbstoffe lässt sich deutlich machen, dass der Schleim innerhalb der Poren noch am konsistentesten ist, denn dort färbt er sich am intensivsten und lässt über den Poren, an dem Orte, wo er zu verquellen beginnt, eigentümliche Bildungen, die sogenannten Porenorgane, bemerken. Die äußeren Schichten der Schleimpartien weisen je weiter nach außen auch einen immer schwächeren Farbenton auf, der sich schließlich ganz verliert.

Zu den plasmatischen Schleimen gehören außer dem eben angeführten Falle auch größtenteils diejenigen Schleime, welche durch einfache oder verästelte tubulöse Drüsen des Integumentes oder der Schleimhäute (16), sowie der Becherzellen secerniert werden. Gewöhnlich befindet sich am Grunde der Drüse Cytoplasma und darüber der Schleim, der durch einen Porus oder durch Sekretkapillaren nach außen abgesondert wird. Ueber die Art der Ausscheidung dieser Drüsenschleime gehen die Meinungen der Autoren noch auseinander (14. 16. 17. 29).

Die Bildung der Membranschleime, die im Pflanzenreiche ungleich häufiger vorkommen als im Tierreiche, mag folgendes Beispiel zunächst darthun. In der Algengruppe der Palmellaceen zeichnet sich unter anderem *Schizochlamys gelatinosa* durch ausgedehnte Schleimlager aus. Bei der Vermehrung dieser Alge durch Teilung reißt die Membran der einzelnen kugeligen Zellen in zwei oder vier Stücken auf, nachdem sich neue Membranen um die Tochterzellen gebildet haben. Die freigewordenen Stücke der Mutterzellmembran beginnen, wie sich durch Tinktion verfolgen lässt, zu verschleimen und lösen sich allmählich vollständig in Schleim auf. Derselbe Vorgang findet bei anderen Algen statt, die Mutterzellhäute abwerfen, z. B. bei *Tetraspora*, *Palmodactylon*, *Staurogenia,* ferner bei *Ulothrix* und anderen Konfervaceen. Bekannt ist das Verschleimen der Samenschale des Leines und derjenigen von *Salvia hormium* (7), sowie dasjenige der Zellwände in älteren Meristemen bei Bildung der Gefäßröhren. Auch die kollenchymatischen Verdickungen der Zellhaut im Zellenbau der Achsenorgane gehören zu den membranschleimartigen Bildungen. Schleimmembranen besitzen unter den Meeresalgen insbesondere die Fucaceen u. a.

Bei den Tieren sei nur auf zwei Fälle von Bildung von Membranschleimen hingewiesen. Eine solche findet an der Oberfläche des Integumentes der Turbellarien statt, sowie auf der Epidermis der Fische, obgleich die Schleie auch Schleimdrüsen in ihrer Kutis besitzt.

Betrachtet man die Schleime nach ihrer biologischen Bedeutung, so gelangt man zu dem Ergebnisse, dass diese Stoffe Anpassungseinrichtungen verschiedenster Art darstellen. Schon früher haben Bernard und Bratuschek (1) Erwägungen und experi-

mentelle Untersuchungen über den Nutzen der Schleimhüllen für die Froscheier angestellt. Sie wiesen darauf hin, dass diese Hüllen Schutzmittel für die Eier gegen Austrocknung, gegen Verletzung durch Druck oder Stoß und gegen Gefressenwerden seitens größerer Tiere, wie der Krebse und Fische, seien. Sie fanden außerdem, dass die Schleimkugeln des Froschlaiches wie Sammellinsen wirken, und dass die Färbung des Lurcheies eine Einrichtung zur Aufnahme der Sonnenwärme bildet. Die Wirkung dieser Pigmentierung wird durch die Schleimhülle wesentlich verstärkt, „wenn sie den Sonnenstrahlen den Durchgang gestattet, hingegen die vom Ei ausgehenden Strahlen großer Wellenlänge zurückhält und ihre lebendige Kraft dem Ei wieder zuführt". Demnach ist die Schleimhülle mit einem kleinen Treibhause oder einem Brutapparate zu vergleichen, in dem die Eier zu rascherer Entwickelung gelangen.

Weite Hüllen von Schleim finden wir auch bei Bakterien, Algen, Flagellaten, Heliozoën etc., die im Wasser leben. Diesen Organismen dient die Schleimhülle hauptsächlich als Schutzmittel gegen chemische oder physikalische Aenderungen des sie umgebenden Mediums. Es müssen sich die genannten Organismen gegen eintretende Konzentrationsänderungen des Wassers schützen. Wer Algen kultiviert, weiß, wie empfindlich dieselben gegen Veränderungen von Nährlösungen mitunter sind, und wie manche Formen nur in dem Wasser ihres natürlichen Standortes gedeihen. Bei Diatomaceen haben Versuche von Johanna Lüders gezeigt, dass durch Wassermangel und dadurch hervorgerufene Konzentration der im Wasser gelösten Nährstoffe die Diatomaceen zur Bildung von Gallerthüllen gezwungen werden können. Uebergießt man darauf solches Material mit Gallerthüllen wieder mit reichlichem frischen Wasser, so sind schon am nächsten Tage die meisten Hüllen leer und die Diatomaceen ausgeschlüpft.

Graham hat nachgewiesen, dass für gewisse Stoffe die Diffusion in Gallerte unmöglich oder doch sehr erschwert ist. Es sind dies Lösungen amorpher Körper, während Lösungen von Kristallen ebensogut wie in reinem Wasser auch im Schleim fortschreiten sollen, vorausgesetzt, dass sich der Schleim nicht kontrahiert und auch dann eine Diffusion unmöglich macht. Der Schleim wirkt also wie ein Dialysator. Klebs brachte die mit einer Schleimhülle umscheidete *Zygnema* in Wasser, das giftige anorganische Stoffe gelöst enthielt, die verderblich für den Organismus der Alge sind. Diese Giftstoffe lagerten sich zwar in den Schleim der *Zygnema* ein (21), schädigten die Alge aber nicht, wenn sie zu rechter Zeit wieder in reines Wasser gebracht wurde. Durch neue Schleimbildung wurde dann die alte mit Gift getränkte Hülle allmählich ersetzt und abgestoßen. Der Schleim schützt demnach vor schädigenden äußeren chemischen Einflüssen. Er hat für eine größere Anzahl

im Wasser lebender Organismen etwa ähnlichen Nutzen, wie die gegen Chemikalien so resistente Kutikula der höheren Landpflanzen. Nach Schilling sind auch die zarten jungen Sprosse der meisten siphonogamen untergetauchten Wasserpflanzen mit einer der Hüllgallerte der Algen analogen Schleimsubstanz umgeben, und Göbel meint, dass die hervorragendste Aufgabe dieser Schleimgebilde darin besteht, eine langsame Verschiebung des Wassers nach dem Innern zu zu ermöglichen, dass also der Schleim ein Schutzmittel der jungen Pflanzenteile gegen unmittelbare Berührung mit Wasser und den darin gelösten Bestandteilen anzusehen ist. Aehnlich verhält es sich mit den Oosphaeren, d. h. den noch unbefruchteten, frei im Wasser flottierenden Eiern der Fucaceen, die ebenfalls mit einer Schleimhülle umgeben sind, die sie vor unmittelbarer Berührung mit dem Seewasser schützt. Wo bei Kopulationsakten der Diatomaceen oder Desmidiaceen, oder bei Auxosporenbildung der ersteren, Protoplasma aus den Zellen heraustritt, da umgiebt es sich mit weiten Hüllen von Schleim, um vor der Berührung mit Wasser geschützt zu sein. Auch die Plasmodien der Amoeben und Mycetozoen tragen nach Auerbach und De Bary Schleimhüllen. Es tritt die Frage auf, wieweit überhaupt nackte Protoplasmamassen mit Wasser in unmittelbare Berührung kommen. Jedenfalls fehlen für die meisten Fälle Untersuchungen darüber, bei denen auf etwaige Schleimhüllen Rücksicht genommen worden wäre.

Die an der Luft lebenden Bakterien und Algen wären der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt, wenn sie sich nicht mit Schleimhüllen umgeben hätten. An überrieselten Felsen und Brunnentrögen, an feuchten Wänden der Gewächshäuser, zwischen Moospolstern und auf feuchter Erde, ja selbst auf den lederartigen Blättern immergrüner, meist tropischer Pflanzen leben eine größere Anzahl aërophytischer Algen und Bakterien mit konsistenten Gallerthüllen, die teils weich, teils zähe, stets aber mehr oder weniger dick sind. Der Schleim dieser Hüllen hat die Fähigkeit, Wasser längere Zeit aufzusaugen, das bei Regen oder bei Ueberrieselung mit ihm in Berührung kommt. Aber auch in Gasform als Wasserdampf wird das Wasser von diesen Gallerthüllen aufgenommen und festgehalten. Hansgirg hielt vier Monate lang Spaltalgen im lufttrockenen Raume, ohne dass es möglich war, die Schleimhülle auszutrocknen. Wie viel *Nostoc commune* beispielsweise Wasser aufnehmen kann, beobachtet man oft während eines längeren Landregens, nach welchem die Schleimlager dieser Alge kollossal aufgequollen erscheinen. Diese aërophytischen Mikroorganismen sind gleichsam Amphibien unter den Pflanzen. Sie sind zwar aus dem Wasser herausgestiegen und haben sich dem Luftleben angepasst, aber sie haben sich in ihrer Schleimhülle

ein Wasserreservoir angelegt, das sie vor zu starker Transpiration oder tötlicher Austrocknung schützt. Betrachten wir die biologische Gruppe der Amphibien unter den Tieren, z. B. die Regenwürmer, die Landschnecken, die kaudaten und ekaudaten Lurche, so finden wir auch deren Epidermis mit Schleim überzogen, der einer starken Transpiration oder der Austrocknung der Epidermis schützend entgegenwirkt und sie mit einer Wasserschicht, dem Medium, dem diese Tiere ursprünglich entstiegen sind, umgiebt.

Man hat mehrfach die Frage aufgeworfen, ob Schleimhüllen ein Schutzmittel gegen Parasiten sind. Wir müssen annehmen, dass sich Stoffwechselprodukte vom Innern der Zelle aus im Schleime der Hülle einlagern, und diese könnten wohl abschreckend auf Parasiten wirken. Indessen dürfte der Schutz des Schleimes in dieser Beziehung nicht sehr in Betracht kommen, da viele Beispiele zeigen, dass er Parasiten nicht abhält, ihre Wirte zu schädigen oder zu vernichten. *Vampyrella* geht ungehindert durch den Schleim hindurch zu der Alge und zehrt ihren Inhalt auf. Von den Chytridiaceen ist es bekannt, dass sie trotz der Schleimhülle der Algen, wie *Chroococcus* oder *Pandorina*, an dieselben herankommen und sie zerstören. Manche Algen, die selbst keine Schleimhülle haben, siedeln sich in den Hüllen schleimführender Formen als harmlose Symbionten an, um das Schutzmittel ihres Wirtes auch für sich in Anspruch zu nehmen.

Die Ektoparasiten der mit verschleimter Epidermis versehenen Fische lassen sich durch die Anwesenheit des Schleimes nicht stören.

Wie durch Stahl erwiesen und neuerdings von Hunger bestätigt worden ist, dienen gewissen Algen die Gallerthüllen als Schutzmittel vor dem Verzehrtwerden durch Schnecken. Die harte, knorpelige Gallert mancher Algen, wie *Chaetophora* oder *Rivularia*, verhindert, dass die Radula, jenes zahnartige Organ der Schnecken, mit welchem sie Pflanzenteile zerkleinern, an die Algenzelle selbst herankommt, indem sie an der nachgiebigen, elastischen und festen Gallerthülle der Algen abgleitet. Fütterungsversuche von Schnecken waren bei verschiedenen Algen von positivem Erfolge begleitet. Aber dieser Schneckenschutz kommt nur für einige Algen in Betracht. Denn will man ein mit schleimigen Algen allzusehr erfülltes Aquarium bequem und sauber reinigen, so braucht man nur eine Anzahl Lymnaeen oder Planorben hineinzubringen, und es wird von ihnen das Reinigungsgeschäft gewissenhaft besorgt.

Schließlich stellen die Schleimhüllen der koloniebildenden Algen, Flagellaten, Radiolarien und Infusorien ein gutes Schutzmittel, gleichsam eine Sperrvorrichtung dar gegen das Verschlungenwerden durch Amoeben, ciliate Infusorien, oder durch die gefräßigen Rädertiere. Eine einzelne kleine freischwimmende Zelle kann leicht

durch die genannten Tiere verschluckt werden; eine Gallertkolonie vieler Individuen ist ein zu großer Bissen, der sich nicht ohne weiteres verspeisen lässt.

Außer als Schutzmittel dient der Schleim ferner auch zur Befestigung. Zunächst befestigen sich einzellige Organismen, wie Schizophyceen, Konjugaten u. a. mit Schleim aneinander und zwar Zelle an Zelle, so dass faden- oder flächenartige Verbände entstehen. Durch Maceration, durch Fäulnis oder durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge wird die verbindende Kittsubstanz, der Schleim, gelöst und die Zellen fallen auseinander. Oft ist die Kittsubstanz so dünn, dass sie durch Tinktion kaum oder gar nicht wahrnehmbar ist. Bei Planktondiatomaceen, z. B. *Cyclotella planctonica*, *Lauderia* u. a. ist die schleimige Kittsubstanz oft stark entwickelt. Zwischen den Fibrillen des lamellösen Knochengewebes im tierischen Körper ist die Kittsubstanz ebenfalls nur spärlich vorhanden (25), reichlicher dagegen als intermediäre Schicht zwischen Chorion und Amnion der Säugetiere.

Mit Schleim sind flache Diatomaceen, z. B. *Cocconeis*, an *Ulva* oder anderen Algen befestigt, dass sie auf ihnen wie Schildläuse festsitzen. Mitunter wird die schleimige Kittsubstanz aber stärker und bildet Schleimpolster, oder in extremsten Fällen Schleimstiele, die sogar verzweigt sein können. Mit solchen Schleimbasalen befestigen sich außer Diatomaceen mit Infusorien, z. B. *Anthophysa*, *Rhipidodendron*, *Cladomonas*. In einem Schleimbasal sitzt *Stentor Roselii* fest. Die Turbellarien haften mit Schleim am Substrate, nicht minder auch die Schnecken, denen der Schleim an senkrechten Gegenständen als Haftmittel dient. Die mit Haftscheiben versehenen Zehen des Laubfrosches, die aus Drüsen einen zähen Schleim secernieren, befähigen das Tier zum bessern Klettern. Hierher gehören auch die fadenziehenden Schleime der Arthropoden, die von Drüsen abgesondert werden und an der Luft bald erhärten. Die Spinnen, gewisse Raupen und eine Schneckenart (*Helix nigrocinerea*) befestigen sich mit Schleimfäden, um sich an ihnen von hohen freihängenden Gegenständen herabzulassen. Die Kokons der Spinnen und vieler Insekten werden mit Schleim angekittet. Wespen kleben mit einem Schleime die einzelnen Holzpartikel beim Bau ihres Nestes zusammen, ebenso wie die Schwalben den Straßenkoth mit Schleim vermischt zum Nestbau verwenden. Die sogenannten essbaren Schwalbennester bestehen aus schleimigen Meeresalgen, die mit Speichel durchsetzt an die Felsen geheftet werden.

Auch bei manchen Sporen und Cysten sind weite Hüllen von Schleim beobachtet worden. Die Sporen der Flechtengattungen *Rhizocarpon*, *Ceratocarpus* oder *Arthropyrenia* haben mehr oder weniger dicke, charakteristische Schleimhüllen: Besonders weit und

ausgedehnt sind dieselben bei den Cysten mancher Gregarinen (11). Bekanntlich ist allen Cysten eine dicke und sehr resistente Membran eigen. Als Schutzmittel hätte deshalb eine Gallerthaut für die Cyste keine größere Bedeutung. Für Sporen und Cysten ist es aber nötig, dass sie Vorkehrungen zur Verbreitung besitzen. Dazu dient offenbar in diesen Fällen die Schleimhülle, die vermöge ihrer Viscosität beim Eintrocknen leicht an anderen Gegenständen haftet, ebenso wie die schleimumhüllten Eier der Eingeweidewürmer mit fremden Körpern leicht verschleppt werden. Mittels Schleim kleben sich übrigens auch einige Algen an die Chitinhaut von Dytisciden und anderen Wasserinsekten an und werden auf diese Weise verbreitet.

Außer als Schutz- und Befestigungsmittel kann der Schleim als bewegender Faktor wirken, wie bei einigen Algen, den Cocciden und den Gregarinen. Als Typus dieser Art Schleimfunktion möge die Sekretion des Schleimes bei sich fortbewegenden Closterien dienen, bei welchen eine lokalisierte Schleimabsonderung an den Spitzen der halbmondförmigen Zelle stattfindet, die durch Kontaktreize des Substrates hervorgerufen wird. Man kann diesen Vorgang an geeignetem Materiale, das man in flüssige Tusche gelegt hat, unter dem Mikroskope direkt beobachten, wenn man namentlich ein Okularmikrometer anwendet und das eine oder andere Ende der *Closterium*-Zelle auf einen großen Teilstrich des Mikrometers einstellt. Man beobachtet dann, wie zuerst an einem Ende eine helle Schleimkappe entsteht, die immer größer wird und sich am Substrat festklebt. Bei fortgesetzter Sekretion von Schleim schiebt sich nun das *Closterium* in entgegengesetzter Richtung nach vorn, indem sich aus der Schleimkappe allmählich ein gewundenes Schleimstielchen bildet, das immer länger wird. Das *Closterium* schiebt sich in spiraliger Richtung vorwärts, ein Umstand, der es über etwaige sich in den Weg stellende Hindernisse leicht hinweg hebt. Ist das eine Zellende in seiner Schleimbildung erschöpft und erfolgen Kontaktreize auf das andere Ende, so beginnt nun diese Schleim abzuscheiden, zuerst eine Kappe und darauf ebenfalls ein gewundenes Schleimstielchen, wodurch die Richtung des bewegten *Closteriums* eine wesentlich andere wird als zuvor. Durch diese stielbildende Schleimsekretion werden die Desmidiaceen und andere Algen aus dem sie bedeckenden Schlamme oder den sie überwuchernden Wasserpflanzen empor zum Lichte gehoben, das sie zur Assimilation gebrauchen, oder sie gelangen in sauerstoffreichere Wasserschichten. Auch bei Diatomaceen, bei *Spirogyra*, bei *Oscillatoria*- und *Nostoc*-Fäden hat man Eigenbewegung beobachtet, doch bedarf dieselbe noch genauerer Untersuchung, da es fraglich ist, ob diese allein durch Sekretion und Quellung des Schleimes hervorgerufen wird. Bei

Coccidien und Gregarinen dürfte dasselbe in der That der Fall sein.

Nicht selten kommt der Schleim weniger als ein die Bewegung hervorbringendes als ein die Bewegung förderndes Agens in Betracht. Sowohl die sich fortbewegenden Algen, ebenso wie die Amoeben, Gregarinen, Hirudineen, Regenwürmer, Schnecken, Fische etc. haben in dem sie umhüllenden Schleime ein Mittel, den Reibungskoëffizienten ihres Körpers mit dem Substrate in den viel geringeren Koëffizienten ihres Körpers mit dem Schleime umzuwandeln. Wie eine Oelschicht zwischen Achse und Rad die Reibung auf ein Minimum reduziert, so wirkt die Schleimhülle der genannten Organismen ebenfalls auf die Reibung derselben mit dem berührten Medium. Die Fische vermögen durch ihre Schleimüberzüge pfeilschnell durchs Wasser zu schießen. Den aalartig schwimmenden Hirudineen wird, da der Schleim die Ringfalten ihres Körpers ausgleicht, das Schwimmen erleichtert. Die Schnecke gleitet gleich dem Regenwurm bedeutend leichter mittels des Schleimes über die Unebenheiten des Bodens. Die entoparasitischen Cyclostomen unter den Fischen, z. B. *Myxine*, befähigt ihre äußerst schleimige Haut, sich leichter im Körper ihres Wirtes fortzubewegen. Auch der Verdauungstraktus der Wirbeltiere ist deshalb mit Schleim ausgekleidet, dass der Darminhalt leicht hindurchgleiten kann. Durch den Schleim werden auch die von ihm bedeckten Organe vor Abnützung bewahrt; sie erhalten Weichheit und größere Geschmeidigkeit.

Endlich ist noch der Schleim ein Mittel zur Erhöhung der Schwebefähigkeit. Er wirkt als hydrostatischer Apparat bei Planktonorganismen. Brandt hat gefunden (2), dass sowohl die Schleimhülle als auch die klebrige, gallertartige Vakuolenflüssigkeit bei Kolliden und Sphaerozoëen ein wenig spezifisch leichter als das Meerwasser ist. Bei Einwirkung von Schüttelbewegung, beispielsweise durch starken Wellenschlag, wird die schleimige Vakuolenflüssigkeit aus den Vakuolen entleert, und die Organismen sinken so tief unter, bis die Reize der Schüttelbewegungen aufhören. Dann wird neue Vakuolenflüssigkeit abgesondert und die Organismen steigen wieder höher. Auch die Schleimhülle soll durch Reize verändert werden. Außer den genannten Radiolarien finden sich Schleimhüllen auch bei manchen Phaeodarien und Acanthometriden, ferner bei Heliozoen, Globigerinen und bei verschiedenen Peridineen. Von den blaugrünen, grünen und braunen Algen des marinen wie des Süßwasserplanktons sind eine Menge mit Schleimhüllen umgeben, wie *Halyarachne*, *Anabaena*, *Sphaerocystis*, *Phaeocystis* u. a. Die Medusen, Ctenophoren, Pterophoren und Appendikularien haben zwischen dem lockeren Bindegewebe ihres Körpers sehr wasserreichen Schleim eingelagert,

der sie zum Schweben befähigt und ihren Körper durchsichtig macht.

Eine besondere Einrichtung, an der Oberfläche des Wassers schwimmend zu treiben, findet sich bei einem Infusor, nämlich bei *Stichotrichia socialis*. Mittels eines Schleimscheibchens und eines daran befestigten Stieles hängen sich zahlreiche Individuen einer Kolonie an der Oberfläche des Wassers wie an einem Schwimmer auf, ebenso wie dies Diatomeen und Konfervaceen und Hydren an der Unterseite von *Lemna*-Arten thun, die auf der Wasseroberfläche schwimmen. An einem mit Luftblasen durchsetzten Gallertstiele, der später erhärtet, hängt eine marine Schnecke, *Janthina fragilis*, ihre Eier wie an einem schwimmenden Floss auf. Auch die sogenannte Flasche der Siphonophoren ist eine von schleimigen Bindegeweben durchsetzte, mit Luft gefüllte Blase, die das Schwimmen dieser Meerestiere erleichtert. [27]

Litteraturnachträge.

Bezüglich der ausführlichen Litteraturangaben über Schleim verweise ich auf das Verzeichnis am Schlusse meiner Abhandlung: Untersuchungen über Gallertbildungen bei den Algen. — Verhandl. d. naturh.-med. Vereines zu Heidelberg. N.F., VII. Bd., 1901, und ich füge an dieser Stelle nur einige Ergänzungen nachträglich hinzu:

1. Bernard, H. und Bratuschek, C., Der Nutzen der Schleimhüllen für die Froscheier. — Biol. Centralbl. Bd. XI, 1891.
2. Brandt, C., Ueber die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meerestieren. — Biol. Centralbl. Bd. XV, 1895.'
3. Bütschli, O., Ueber Strukturen künstlicher und natürlicher quellbarer Körper. — Verhandl. d. naturh.-med. Vereines zu Heidelberg, N.F., Bd. V, 1899.
4. Frank, A. B., Zur Kenntnis der Pflanzenschleime. Leipzig 1865.
5. Ders., Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. — Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. V, 1866.
6. Ders., Chemische Untersuchung der vegetabilischen Schleime. — Jahrb. f. prakt. Chemie XCV.
7. Hofmeister, W., Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Pericarpien. Dresden 1858.
8. Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1902.
9. Janse, J. M., Die Permeabilität des Protoplasmas. Amsterdam 1888.
10. Kirchner, W., Untersuchungen über Pflanzenschleim. Göttingen 1874.
11. Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Protozoen. Jena 1901.
12. Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. — Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1902.
13. Maurer, R., Ueber das Verhältnis der Querkontraktion zur Längendilatation bei Stäben aus Leimgallerte. Leipzig 1886.
14. Maximow, A., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. — Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 58.
15. Migula, W., Beiträge zur Kenntnis des *Gonium pectorale*. — Bot. Centralbl. Jahrg. 11, 1890.
16. Müller, Erik, Drüsenstudien. — Arch. f. Anatomie u. Physiologie, anat. Abt. 1896.

17. Ders., Ueber Sekretcapillaren. — Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 45.
18. Nadelmann, H., Ueber Schleimendosperme der Leguminosen. Berlin 1890.
19. Overton, E., Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. — Pringsheim's Jahrb. Bd. 34, Leipzig 1900.
20. Pauli, W., Der kolloidale Zustand und die Vorgänge in der lebendigen Substanz. — Naturw. Rundsch. XVII. Jahrg. 1902.
21. Pringsheim, N., Ueber chemische Niederschläge in Gallerte, 1895.
22. Reinke, J., Untersuchungen über Quellung einiger vegetabilischer Substanzen. Bonn 1879.
23. Rollet, H., Mucin als Kittsubstanz. — Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 39.
24. Rosenberg, O., Ueber Membranschleime der Pflanzen. — Bihanc t. K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 23 u. 24, 1897/98.
25. Schaffer, J., Grundsubstanz, Intercellularsubstanz u. Kittsubstanz. — Anat. Anzeiger, 19. Bd.
26. Schröder, B., Ueber die chemische Verwandtschaft der tierischen Mucine mit den pflanzlichen Pectinen. — Bot. Centralbl. Beihefte 1901, Bd. X.
27. Schuberg, A., O. Bütschli's Untersuchungen über den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen zur Quellung. — Zool. Centralbl., VII. Jahrg.
28. Walliczek, Studien über den Membranschleim vegetativer Organe. — Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 25, 1893.
29. Zimmermann, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen. — Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 52.

Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung.

Von Direktor Wilhelm Petersen in Reval.

Man kann es seit einiger Zeit als einen charakteristischen Zug in der systematischen Entomologie bezeichnen, dass in besonders schwierigen Fällen zur Unterscheidung nahe verwandter, sonst schwer zu trennender Arten die äußeren Sexualorgane benützt werden.

Während schon früher die Analanhänge z. B. bei Neuroptern und Coleoptern mit Erfolg in schwierigen Gruppen zur Artunterscheidung herangezogen wurden, hat man in der neuesten Zeit auch in der Ordnung der Lepidoptern den Strukturverschiedenheiten der letzten Abdominalsegmente größere Aufmerksamkeit zugewandt und hier eine Fundgrube morphologisch interessanter Details aufgedeckt. Freilich war der erste Versuch Lederer's, die Analklappen bei den Noctuen systematisch zu verwerten, entschieden als gescheitert anzusehen. Aber er suchte eben nach Merkmalen in diesen Organen, die eine Zusammenfassung zu höheren systematischen Kategorien ermöglichen sollten, und da musste gerade die große Verschiedenheit in den wesentlich erscheinenden Teilen bei ganz nahestehenden Arten als großes Hindernis für systematische Zwecke empfunden werden. Eine fortgesetzte Untersuchung dieser Anhangsorgane ergab die interessante Thatsache, dass bei ganz nahestehenden Arten derselben Gattung die Formverschiedenheit dieser Teile bisweilen größer sind, als etwa zwischen

den Anhangsgebilden dieser Artengruppe und denen entfernter stehender Arten derselben Gattung. Dies ist eine Thatsache, die unser höchstes Interesse erregen muss, und als ich vor ca. zehn Jahren meine morphologischen Untersuchungen an Schmetterlingen[1]) begann und vor allem nach Organen suchte, die uns, abgesehen vom Geäder der Flügel, Aufschlüsse über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen geben könnten, war gerade diese Thatsache, die ich bald in ausgiebiger Weise feststellen konnte, Veranlassung, die Endabschnitte der Sexualorgane ganz aus dem Spiel zu lassen (vergl. l. c. p. 44). Es zeigt sich nämlich bei genauerer Untersuchung, dass in einzelnen Fällen die Formverschiedenheit der einzelnen Kopulationsorgane augenscheinlich so weit geht, dass eine Hybridation nahe verwandter Formen unmöglich wird.

Dies ist auch manchem der neueren Forscher auf diesem Gebiet nicht entgangen, merkwürdigerweise hat man sich aber mit der teleologischen Erklärung begnügt, dass eine solche Einrichtung eine „Hauptbedingung zur Reinerhaltung der Art“ sei, wie einst (1844) Dufour schon sagte: „l'armure copulatrix est la garantie de la conservation des types.“

Meiner Meinung nach liegt dieser Erscheinung eine unendlich viel wichtigere Bedeutung zu Grunde: Diese Formverschiedenheit in den Generationsorganen kann, wenn auch nicht als causa efficiens, Veranlassung zur Bildung einer neuen Gruppe von Individuen werden, die wir den verwandten Gruppen gegenüber als „neue Art“ bezeichnen. Mag man nun über die Definition der „Art“ noch so wenig sich geeinigt haben, zwei Grundforderungen für den Begriff derselben werden hier in unserem vorliegenden Fall auf das strengste erfüllt: Die morphologische Verschiedenheit der neuen Gruppe von allen verwandten Formen und die Unmöglichkeit der Kreuzung mit den verwandten Formen.

Bevor ich an die Skizzierung meines Gedankenganges über das vorliegende Thema gehe — und ich muss mich hier auf einen vorläufigen Bericht beschränken —, muss ich noch einiges an Thatsachenmaterial vorausschicken. Alle Untersuchungen haben bisher nur die äußeren männlichen Sexualorgane behandelt und dabei stillschweigend vorausgesetzt, dass dem oft wunderbar komplizierten Kopulationsorgan des Männchens auch immer ein besonderer Bau desselben beim Weibchen entspricht. In der That, wenn man die Form des *Uncus*, die Lateralklappen mit ihren merkwürdig geformten Haken an der Innenseite, kurz alle Formen- und Größenverhältnisse des männlichen Apparates durchmustert, so kann man wohl erwarten, dass diesen Gebilden ein ganz besonderer Bau des Organs

---

1) Vergl. W. Petersen, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren; Kaiserl. Akademie der Wissensch. in St. Petersburg, 1900.

bei den Weibchen entsprechen muss. Da aber ein direkter Nachweis dieser Formverschiedenheiten beim Weibchen von niemand unternommen ist, habe ich eine größere Anzahl von Arten daraufhin untersucht und gefunden [1]), dass die Unterschiede an den letzten Abdominalsegmenten beim Weibchen bei nahe verwandten Arten nicht nur wirklich vorhanden sind, sondern auch den Teilen des männlichen Apparates zu entsprechen scheinen. Bei einigen Arten, z. B. *Larentia ferrugata* Cl. und *unidentaria* Hw. ist dies in eklatanter Weise der Fall, und wie mir Herr L. Prout in London neulich schrieb, ist ihm eine Hybridation dieser beiden so nahe verwandten Arten trotz aller Mühe nicht gelungen. Und gerade diese beiden Formen sind so nahe stehend, dass ein praktischer Entomologe wie Staudinger an einer Artverschiedenheit derselben zweifelte.

Was aber die Variabilität der Kopulationsorgane bei Schmetterlingen betrifft, so sind darüber besonders von englischen Autoren umfangreiche Untersuchungen angestellt und veröffentlicht worden (z. B. von Jordan, Nov. Zool. 1896). Trotz einer allgemeinen Konstanz und Stabilität in diesen Organen zeigen gewisse Formengruppen größere Neigung zum Variieren.

Auf den ersten Blick nun erscheint freilich die Annahme etwas gewagt, dass innerhalb einer stark variierenden Art eine Gruppe von Individuen durch korrelative Variation sich derart von der Hauptmasse absondert, dass eine geschlechtliche Vermischung mit der Stammform unmöglich, dabei aber zwischen Individuen derselben Gruppe doch noch möglich ist. Wenn wir aber beispielsweise nur annehmen, dass diese Variationen sich in erster Linie auf die Maßverhältnisse der Kopulationsorgane beziehen, und dies dürfte thatsächlich meistens der Fall sein, so werden unsere Bedenken gegen eine solche Annahme stark heruntergesetzt. Ausschlaggebend aber sind in diesem Falle die wirklich vorliegenden Verhältnisse, die uns zur Annahme einer solchen korrelativen Variation zwingen. Dabei brauchen wir uns die Erklärung garnicht durch Zuhilfenahme einer funktionellen Anpassung von seiten des einen an das andere Geschlecht im Sinne Lamark's zu erleichtern.

Die Sache liegt nun so: 1. Bei nahe verwandten Formen, die wir Arten nennen, sind die Geschlechtsorgane dermaßen verschieden gebildet, dass eine geschlechtliche Vermischung dieser Arten nicht mehr stattfinden kann. 2. Diese Verschiedenheit kann nur durch Variation des Keimplasmas entstanden sein; denn die abweichenden Bildungen sind in der neuen Gruppe erblich.

Es würde sich also jetzt um die Frage handeln, ob diese erb-

---

1) Diese Untersuchungen sollen demnächst an anderer Stelle veröffentlicht werden.

liche Variante der Generationsorgane nachträglich entstanden sei, d. h. nachdem sich die Formengruppe durch sonstige morphologische Charaktere von der Stammart abgezweigt hatten, oder ob sie vorher resp. gleichzeitig eingetreten und somit gerade Ursache zur Etablierung einer neuen Art geworden sei. Die erste Annahme ist, wenigstens für die Fälle, wo die neuen Charaktere keinen Selektionswert besitzen, für uns wertlos, da sie, nur teleologisch verwertbar, uns die „Reinerhaltung der Art“ erklären will, die zweite, die nur noch übrig bleibt, eröffnet uns eine weite Perspektive. Treten vergesellschaftet mit einer solchen Variante der Generationsorgane zugleich andere Charaktere auf, die morphologisch die neue Gruppe von der Stammform trennen, so haben wir eine bona species, denn die Trennung ist jetzt eine morphologische und physiologische. So denke ich mir die Entstehung einer Art durch physiologische Isolierung. Diesen Ausdruck habe ich gewählt, weil die neue Formenguppe in der That inselartig von der Stammart abgetrennt erscheint, da sie sich geschlechtlich nicht mehr mit ihr vermischen kann, ohne dass zugleich eine lokale Trennung notwendig erscheint. Dabei können, und das scheint mir von großer Wichtigkeit zu sein, bei der neu etablierten Art morphologische Charaktere in der Färbung, Zeichnung etc. auftreten, die an sich gar keinen Selektionswert besitzen.

Wenn nun aber meine Ansicht von der Bedeutung der großen Verschiedenheit in den äußeren Sexualorganen, die gerade beinahe verwandten Arten so deutlich zum Ausdruck kommt, richtig ist, so liegt die Vermutung nahe, dass das Prinzip der physiologischen Isolierung eine breitere Grundlage hat, und in der That können wir manches anführen, was sich unter diesen allgemeinen Gesichtspunkt bringen lässt. Ich erlaube mir, auf einige Momente hinzuweisen.

Von den uns bekannten Sinnen spielt im Leben der Insekten unstreitig der Geruchsinn die wichtigste Rolle. Die Leistungsfähigkeit in Bezug auf die Empfindung von Duftstoffen geht z. B. bei Schmetterlingen weit über das Maß dessen hinaus, was wir bei unserem Geruchsinn noch begreiflich finden. Wenn das Weibchen des Oleanderschwärmers, tausende von Kilometern von seiner Heimat entfernt, über eine Stadt oder ein Dorf fliegend, die bei uns im Sommer im Freien stehenden einzelnen Oleanderpflanzen herausfindet und an denselben seine Eier ablegt (wie in unseren Provinzen zu wiederholten Malen beobachtet wurde), so ist das gewiss eine erstaunliche Leistung. Streng monophage Arten, deren Raupen auf selten vorkommenden, oft sehr zerstreut stehenden Pflanzen leben, entwickeln jedenfalls auch eine grosse Findigkeit im Aufsuchen der künftigen Futterpflanze der Raupe, zumal die Zeit der Eierablage gar nicht immer mit der Blütezeit der Pflanzen

zusammenfällt. In höchster Leistungsfähigkeit aber sehen wir das Geruchsorgan im Geschlechtsleben der Insekten funktionieren; die staunenerregenden Beobachtungen, die man über diesen Punkt gemacht hat, brauche ich hier nicht zu wiederholen. Sicher ist, dass jede Art gewisse Duftstoffe zu entwickeln im stande ist, die sie den Artgenossen kenntlich macht und diese Duftstoffe müssen auch bei nahe verwandten Arten scharf unterschieden sein, denn nie wird das Weibchen einer bestimmten Art Männchen einer anderen nahe verwandten Art anlocken. Standfuß hat uns in interessanter Weise gezeigt, wie Hybridationen gewisser nahe stehender Arten durch Täuschung des Geruchsinnes ermöglicht werden. Die Verschiedenheit der Duftstoffe, die zum Anlocken und Erkennen der Geschlechter sowie als auslösender Reiz bei der Geschlechtsthätigkeit dienen, erklärt uns auch, warum zwischen nahe verwandten Arten, die sich zu derselben Zeit auf denselben Flugplätzen tummeln, Bastardierungen gar nicht oder nur als seltene Ausnahmen vorkommen, auch wenn die Kopulationsorgane eine geschlechtliche Verbindung zuließen. Gerade unter den Bläulingen, in der Gattung *Lycaena*, wäre ausgiebige Gelegenheit für Bastardierungen vorhanden, und doch sind gerade in diesem Genus Bastardformen fast unbekannt. Grumm-Grshimailo fand im Alai-Gebiet auf einer ganz beschränkten Stelle von einigen Quadratmetern 15 verschiedene Arten der Gattung *Lycaena* zur selben Zeit sich tummeln, und ich habe in einem Thal des Elbrusgebirges in Persien 37 Arten der Gattung *Lycaena* beobachtet, ohne dass es mir je gelungen wäre, eine Kopulation zweier verschiedener Arten zu beobachten. Die spezifischen Duftstoffe und die Perzeptionsorgane für dieselben müssen eben in dieser Gattung sehr stark spezialisiert sein, in anderen Gattungen, wie z. B. *Colias* oder *Parnassius* ist dies entschieden weniger der Fall. Bei Nachtfaltern vollends wäre an ein Sichfinden der Geschlechter ohne solche Duftstoffe und die zugehörigen Perzeptionsorgane gar nicht zu denken.

Als Organe für die Produktion der Duftstoffe dienen Schuppen oder Haargebilde, die in der mannigfaltigsten Bildung an allen Körperteilen auftreten. Die morphologische Verschiedenheit dieser Duftorgane bei nahe verwandten Arten ist oft bedeutend genug, um praktisch zur Unterscheidung dieser Arten benutzt zu werden (*Argynnis adippa* und *niobe* L.), ja sie kann schon bei Varietäten derselben Art in bemerkenswerter Weise auftreten. So sind z. B. in der Tagfaltergattung *Epinephele* bei *Ep. lycaon* Rott zwei Varietäten (v. *lupinus* Costa und v. *mauretanica* Obth.) durch ihre Duftschuppen auf den Flügeln der Stammart gegenüber wohl charakterisiert, ebenso die v. *laeta* Stgr. von *Ep. cadusina* Stgr. etc. Als Perzeptionsorgane für die Duftstoffe dienen aller Wahrscheinlichkeit nach die Fühler, und wie oft diese zur Unterscheidung nahe

verwandter Schmetterlinge herangezogen werden, ist jedem Entomologen bekannt. Wenn nun auch aus der morphologischen Verschiedenheit der Duftorgane und der Fühler noch nicht auf eine funktionelle Verschiedenheit dieser Organe geschlossen werden muss, so liegt doch erfahrungsgemäß ein solcher Schluss sehr nahe. Von großer Bedeutung ist ferner die Thatsache, dass die Erkennung der Geschlechter eine gegenseitige ist; beide Geschlechter derselben Art produzieren Duftstoffe, die im Geschlechtsleben nur für sie berechnet sind, in einigen Fällen, wie ich dies in der Familie der sehr primitiven Hepialiden (bei *Hepialus hecta* L.) beobachten konnte, sucht sogar, entgegen der gewöhnlichen Regel, das Weibchen im Fluge das ruhig sitzende Männchen auf.

Bei Berücksichtigung dieses Thatsachenmaterials drängt sich uns der Schluss auf, dass auch hier physiologische Isolierung in Wirkung treten kann, wenn innerhalb der Stammart eine Individuengruppe auf Grundlage allgemeiner idioplasmatischer Variabilität, oder auf einem anderen Wege, einen neuen Duftstoff erwirbt, der diese Gruppe von einer Vermischung mit der Stammart ausschließt. Dieses kann aber, wenn gleichzeitig damit eine Summe anderer neuer oder in der Stammart nur sporadisch auftretender Merkmale sich erblich konsolidiert, zur Bildung einer neuen Art führen.

Da es sich bei den Duftstoffen um ätherische Oele handelt, deren Bildung sich, wenigstens in vielen Fällen, sicherlich in Abhängigkeit von der während des Larvenzustandes aufgenommenen Pflanzennahrung vollzieht, so dürfte es wahrscheinlich erscheinen, dass es unter Umständen bei einem Teil der Individuen einer Art zur Produktion eines neuen Duftstoffes kommt, wenn nämlich die Raupen derselben auf eine neue Nahrungspflanze übergehen. Damit hätten wir physiologische Isolierung und mit ihrer Hilfe könnten dann morphologische Charaktere fixiert werden, welche die neue Individuengruppe neben der physiologischen Abgeschlossenheit gegen die Stammform als neue Art charakterisieren. Das Uebergehen auf eine neue Nahrungspflanze ist in der Natur gar kein seltener Fall. So würde uns auch die Thatsache erklärlich, dass wir unter den Schmetterlingen streng monophage Arten haben, die sich von den nahe verwandten Arten durch oft sehr geringfügige aber dafür sehr konstante morphologische Merkmale unterscheiden. In diesem Sinne können wir dann auch, wie es praktisch bei der Artunterscheidung häufig genug geschieht, der Verschiedenheit der Futterpflanze bei nahestehenden Arten eine Bedeutung beimessen; denn eine direkte Einwirkung des Futters auf Farbe, Zeichnung etc. hat sich bisher trotz aller Experimente nicht erweisen lassen. Beim Auftreten neuer Charaktere kann in vielen Fällen von einem Selektionswert derselben überhaupt gar keine

Rede sein, so dass Naturzüchtung im Sinne Darwin's allein sicherlich nicht die neue Art zu stande bringen konnte. Unter den oben erwähnten Lycaenen haben wir eine ganze Menge nahestehender Arten, die durch unfehlbar konstante Merkmale so wohl charakterisiert sind, dass niemand ihre Artverschiedenheit anzweifelt; fragen wir aber, welches diese Unterscheidungsmerkmale sind, so ist es in vielen Fällen nur das Vorhandensein oder Fehlen oder die Stellung eines der vielen Augenpunkte auf der Unterseite der Flügel an einer bestimmten Stelle. Dass aber solche Merkmale bei ihrem ersten Auftreten keinen Selektionswert haben können, liegt auf der Hand, und doch haben wir es nach der landläufigen Artdefinition mit wirklich „guten Arten" zu thun: neben der morphologischen Verschiedenheit besteht die völlige physiologische Trennung von den verwandten Arten.

Als dritter Punkt, der für die physiologische Isolierung von Bedeutung sein könnte, wäre die Thatsache ins Feld zu führen, dass bei nahe verwandten Arten die Spermatozoen und die Mikropyle derartige Größenverhältnisse zeigen, dass eine Bastardierung mechanisch ausgeschlossen ist, und zwar ist dies schon innerhalb so verschiedener Typen wie Wirbeltiere (Batrachier) und Arthropoden (Coleoptera) nachgewiesen. Dieses deutet darauf hin, dass diese Erscheinung eine allgemeinere ist und wohl noch des Nachweises bei anderen Tieren und mutatis mutandis auch im Pflanzenreich harrt.

Ferner enthalten die interessanten Versuche Pfeffer's über den Chemotropismus kleiner beweglicher Zellen für unseren Fall der Spermatozoen, Hinweise, wie beim Befruchtungsvorgang Hindernisse eintreten könnten, die eine physiologische Abtrennung einer Formengruppe von einer anderen, nahe verwandten, zur Folge haben.

In der Darwin'schen Selektionstheorie haben Gegner derselben von jeher darauf aufmerksam gemacht — und zwar mit Recht —, dass neu auftretende Charaktere, die noch keinen Selektionswert besitzen, mit mathematischer Sicherheit von der Stammart wieder aufgesogen werden müssen, wenn nicht mindestens völlige Isolierung der Gruppe, welche diese Charaktere besitzt, eintritt, oder wenn nicht die Ursache der Abänderung in einer dauernden, gleichartig wirkenden Beeinflussung des Keimplasmas besteht. Selbst bei geographischen Varietäten, die oft durch morphologische Charaktere so wohl gekennzeichnet sind, dass man ihnen den Wert besonderer Arten nicht hat versagen wollen, hat sich doch in vielen Fällen die Unmöglichkeit der Artabtrennung erwiesen, da einer geschlechtlichen Vereinigung und somit einer Wiedervereinigung mit der Stammart keine Hindernisse im Wege standen.

Wir wollen den Wert und die Bedeutung der natural selection durchaus nicht herabsetzen, können sie aber bei der Bildung neuer

Arten nicht in allen Fällen für ausreichend halten. Bei dem oben angeführten Beispiel der beiden Spanner *Lar. ferrugata-unidentaria* ist, abgesehen von den Analanhängen, das wichtigste Trennungsmerkmal die Färbung und Zeichnung des Mittelfeldes der Vorderflügel. Dieses ist aber bei sehr vielen Arten der Gattung *Larentia* bald homogen gefärbt, bald von einer mehr oder minder großen Zahl von Querlinien durchzogen (*Lar. montanata, quadrifasciaria, caesiata* etc.), ohne dass wir diesen Abänderungen die Bedeutung von Artcharakteren beilegen dürfen, und es wäre wohl mehr als gewagt, diesen Abänderungen einen Selektionswert zuzuerkennen, zumal gerade diese Spanner häufig die Flügel in der Ruhelage nach oben zusammengeschlagen halten. Wenn nun diese Zeichnungsverschiedenheiten trotzdem Artcharaktere geworden sind, so muss auch hier, wie bei den oben erwähnten Lycaenen, und in unzähligen anderen Fällen etwas anderes als Naturzüchtung dahin gewirkt haben, dieselben artlich zu fixieren. Auch die auffallenden Augenzeichnungen auf der Oberseite der Schmetterlinge sind nicht plötzlich so entstanden, dass sie der betreffenden Art gleich von Nutzen sein konnten, sondern nachweislich durch so viel Zeichnungselemente gewissermaßen vorgebildet, dass schließlich erst eine glückliche Kombination dieser Elemente einen Selektionswert bieten konnte. Hier giebt es eben ein Uebergangsstadium, wo die Naturzüchtung sich noch nicht wirksam bethätigen konnte. Wohl aber können solche an sich indifferente Charaktere durch physiologische Isolierung erhalten und weitergebildet werden, bis endlich die Selektion sich ihrer bemächtigt.

Wollten wir die Naturzüchtung als allein wirkendes Prinzip gelten lassen, so haben wir noch mit einer anderen Thatsache zu rechnen, auf die meines Erachtens bisher viel zu wenig Nachdruck gelegt ist. Ich meine die Existenz der sogenannten persistenten Typen. Die Paläontologie lehrt uns eine Anzahl unzweifelhafter Fälle (*Lingula, Radiolarien, Foraminiferen*) kennen, wo eine Wurzelform, aus der sich eine oder mehrere Seitenäste entwickelt haben, nicht untergeht, sondern mit den Descendenten weiterlebt, ja sich sogar bisweilen lebensfähiger erweist: die descendenten Seitenäste gehen früher unter, und die Wurzelform überdauert sie ganze geologische Perioden hindurch und lässt somit, in übertragener Bedeutung gesprochen, diesen Versuch der Natur, neue Arten zu bilden, als missglückt erscheinen. Wäre hier die Bildung der neuen Arten im Sinne einer besseren Anpassung an neue Forderungen von Seiten veränderter, neuer Lebensbedingungen erfolgt, so könnten wir diesen „Fehlversuch“ der Natur und das Erhaltenbleiben der Stammform nicht verstehen; ist doch das Bessere stets der Feind des Guten. Im Sinne der Naturzüchtung liegt es doch, dass das Bessere zur Geltung kommt. Es muss also auch hier ein Agens

geben, das auch indifferente Charaktere, die neu auftreten, der Art zu eigen giebt, mit anderen Worten, es ist bei der Entstehung der neuen Formen etwas anderes als natural selection thätig gewesen. Die indifferenten Charaktere, soweit sie die einzigen Abweichungen von der Stammform repräsentieren, finden weder durch die natürliche Auslese Darwin's, noch durch das Lamark'sche Prinzip eine genügende Erklärung. Wohl aber können wir uns den Vorgang erklären, wenn die physiologische Arttrennung gleichzeitig mit der morphologischen oder früher als dieselbe auftritt, d. h. wenn physiologische Isolierung eintritt.

Wenn Jordan, der auf Grundlage umfangreicher Studien über die Kopulationsorgane bei Tagfaltern eine „mechanical selection“ wohl zugeben muss, dabei aber am Schlusse seiner Arbeit (l. c. p. 522) sich dahin äußert, dass „mechanical selection acts upon variation caused by other factors and is therfore, like mechanical geographical isolation a preservative not a productive factor,“ so kann ich ihm darin nicht beistimmen. Ich glaube vielmehr, dass die von mir skizzierte physiologische Isolierung, die sich nicht allein auf die Bildung der Kopulationsorgane gründet, wohl im stande ist, eine Erklärung für die Erhaltung neu auftretender indifferenter Charaktere zu geben und somit eine wesentliche Rolle bei der Artbildung zu übernehmen. Insofern als durch dieselbe idioplasmatische Neuerwerbungen, die Gefahr laufen, vom Gros der Stammart wieder verschlungen zu werden, fixiert und erhalten werden, bis die Selektion sich ihrer mit besseren Wahrscheinlichkeitsaussichten bemächtigen kann, muss ich ihr auch eine nicht unwichtige Bedeutung als „produktive factor“ zuerkennen. [48]

Reval im Januar 1903.

Nachwort. Vorstehende Betrachtungen sind nicht sowohl ein Resultat von theoretischer Spekulation, sondern gründen sich auf umfangreiche Untersuchungen, die ich an den Generationsorganen der Schmetterlinge ausgeführt habe. Einen Teil dieser Untersuchungen übergebe ich soeben dem Druck. In dieser Arbeit glaube ich den Beweis zu liefern, dass jede Schmetterlingsart (selbst aus den schwierigsten Gruppen) durch die Sexualorgane dermaßen wohl charakterisiert ist, dass man sie nach der Bildung dieser Organe mit Sicherheit erkennen kann. Eine Ausnahme machen nur die im ganzen seltenen Formen, die durch reine geographische Isolierung entstanden sind. Praktisch gesprochen heißt dies, dass jede Art nach dem Abdomen allein mit voller Präzision bestimt werden kann, und zwar nicht nur das Männchen, sondern auch das Weibchen. Ferner glaube ich zeigen zu können, wie in gewissen Fällen die Spaltung einer Form in mehrere Arten, die von unseren Systematikern selbst in verschiedene Gat-

tungen gebracht sind, in unzweifelhafter Weise ihren Ausgang von den Sexualorganen genommen hat.

Da nun alle Arten im Bau der Generationsorgane konstante Verschiedenheiten zeigen, die bei nahe verwandten Formen der Regel nach viel bedeutender und greifbarer sind als die übrigen morphologischen Unterschiede, da ferner die erblichen, also auf Keimesvariationen beruhenden Abänderungen in gewissen Fällen nachweislich zuerst in den Sexualorganen aufgetreten sein müssen und dann, auf andere Teile des Körpers übergehend, zur Bildung von Formen geführt haben, die sich mit der Stammart nicht mehr mischen *(bonae species)*, so dürfte die Frage einer eingehenden Untersuchung wert sein, ob nicht die Bildung neuer Arten überhaupt vorzugsweise von Mutationen der Sexualorgane ihren Ausgang nimmt. Bei Schmetterlingen hat dies für ganze große Gruppen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Selbst wenn wir die Ursachen, die den Keimesvariationen zu Grunde liegen, außer acht lassen, würde das augenblicklich bereits vorliegende Thatsachenmaterial fordern, dass

1. eine starke Entlastung der natural selection bei der Artbildung Platz greifen muss,
2. bei der Formulierung des Artbegriffes dem physiologischen Moment die Rolle eines dominierenden Faktors zugewiesen werde.

Reval, 4. Mai 1903.

Ueber den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals.

Von Dr. Edward Babák,
Assistent am k. k. physiol. Institut der böhm. Universität in Prag.

I.

Die Kenntnisse über die Beziehungen zwischen der Nahrung und der Länge (und überhaupt der Beschaffenheit) des Darmkanals sind bisher sämtlich auf die Resultate der vergleichenden Untersuchungen beschränkt.

Es wird im allgemeinen angegeben, dass die Länge des Darmkanals bei den Pflanzenfressern am größten, bei den Fleischfressern am kleinsten ist, bei den Omnivoren in der Mitte steht. Nach Nuhn (1) besitzen diejenigen Wirbeltiere, welche in gegebener Zeit infolge des größeren relativen Bedarfs mehr Nahrung aufnehmen, einen längeren Mitteldarm, also die Vögel und die Säugetiere verhältnismäßig einen längeren Darmkanal als die Fische und die Amphibien; hier würde es sich also um eine Beziehung zwischen dem Quantum der Nahrung und der Beschaffenheit des Verdauungskanals handeln.

Nach Oppel (2) herrscht aber keine bestimmtere Gesetzmäßigkeit weder zwischen der Lebensart und der Länge des Darmkanals, noch zwischen seiner Weite und Länge (wie es manche behauptet haben): überall giebt es Ausnahmen.

Nach Gegenbaur (3) erscheinen die Darmwindungen bei *Acipenser*, kommen auch bei einigen Teleostei vor, werden höher entwickelt bei den Amphibien: die *Coecilien* besitzen einen gerade verlaufenden Darmkanal, bei *Siren* und *Proteus* kommen Windungen vor, noch mehr bei *Menobranchus, Menopoma* und den Salamandrinen, weniger bei den Anuren, wo aber am Mitteldarm der Larven die Anpassung an die Nahrung sich am auffallendsten zeigt. Bei den Reptilien kommt bei *Amphisbaena* ein gerader Darmkanal vor, bei *Ophidia* macht er kurze, bei der Mehrzahl der *Sauria* zahlreiche kürzere oder längere] Windungen; *Crocodilia* und *Chelonia* besitzen einen vielgewundenen Darmkanal.

Vielleicht die größte Mannigfaltigkeit ist bei den Vögeln zu verzeichnen (Oppel 2): den kürzesten Darmkanal besitzen die Fleischfresser (bis nur 1.7 Körperlänge), den längsten die Pflanzenfresser (bis 8.0), derjenige der Omnivoren steht in der Mitte. Nach Gadow (4) kann man unterscheiden: I. Reine Insekten- und Fruchtfresser: Darm sehr kurz, ziemlich weit, ohne Blinddärme. II. Cerealien- und Insektenfresser: Darm kurz, rudimentäre Blinddärme. III. Fleischfresser (Fleisch von Warmblütern): Darm von mittlerer Länge und Weite ohne Blinddärme — oder Darm kurz, weit und mit langen Coeca. IV. Fisch- und Aasfresser: Darm lang und eng — oder kurz und weit; ohne Blinddärme. V. Reine Cerealienfresser: Darm lang und eng, ohne Blinddärme. VI. Vegetabilien- (d. h. die grünen Pflanzenteile)fresser: Darm lang und weit, Blinddärme groß. — Zwischen diesen einzelnen Gruppen giebt es aber die verschiedensten Uebergänge. Wie ersichtlich, wird die Beziehung zwischen der Art der Nahrung und der Länge des Darmkanals durch die verschiedenartige Ausbildung der Blinddärme (und andere Umstände) kompliziert.

Nach Ellenberger-Baum (5) beträgt die Gesamtlänge des Darmkanals beim Huhn 5—6, bei den Gänsen und Enten 4—5 Körperlängen (Schnabelspitze — letzter Schwanzwirbel), beim Adler 3.

Bei den Säugetieren giebt Gurlt (nach 2) an, dass die Pflanzenfresser einen langen (die Wiederkäuer den längsten), die Fleischfresser einen kurzen Darmkanal besitzen: z. B. Schaf 28 Körperlängen, Wolf 4, Fledermaus 3; bei gemischter Kost steht die Darmlänge in der Mitte: Affe 6, Mensch (Spigelius nach Oppel 2) 6 (Kopf-Ferse-Längen), 10 (nach Henning, Kopfscheitel-Sitzhöcker-Längen). — Von Thanhoffer (6) führt zahlreiche Messungen und Tabellen an; nach ihm und Ellenberger (7) beträgt die Darmlänge in Körperlängen ausgedrückt: Schaf und Ziege 27, Rind 20,

Dromedar 15, Schwein 14—15, Pferd 10—12, Esel 11, Kaninchen 10, Hund 6, Katze 4. — Nach Gegenbaur (3) giebt es bei den Säugetieren die größten von der Art der Ernährung beherrschten Differenzen; er macht auf die funktionelle Beziehung zwischen Coecum und Magen aufmerksam. Nach Ellenberger-Baum (5) steht die Länge des Darmkanals zur Weite gewöhnlich im umgekehrten Verhältnis.

Dies sind in gedrängter Uebersicht die heutigen Kenntnisse über die Beziehungen zwischen der Qualität der Nahrung und der Länge des Darmkanals, wie sie die vergleichende deskriptive Forschung gewonnen hat. Ueber die Art dieser Beziehungen können natürlich nur Meinungen ausgesprochen werden, denn die deskriptive Methode als solche giebt hierüber keinen Aufschluss. Oppel (2) meint: „Vorzüglich ist es gewiss, dass die Wahl der Nahrung von der Organisation des Speisekanals und des gesamten Körpers überhaupt abhängen müsse, nicht die Nahrungsmittel die Art der Organisation bestimmen können.“ Der erste Teil dieser Aussage drückt nur den thatsächlichen Befund aus, dass nämlich die Wahl der Nahrung von der Organisation des Körpers abhängt. Aber der zweite Teil stellt eine willkürliche Behauptung dar (welche nebstdem überflüssig aufgestellt wird, da sie der Autor für seinen Standpunkt nicht braucht). In Anbetracht der bisher so mangelhaften experimentellen Untersuchungen über den Einfluss der Nahrung auf die Beschaffenheit des Darmkanals darf man denselben nicht kurzwegs verneinen.

Ganz anders geht Gegenbaur (3) vor; er sagt z. B.: „Die Anpassung des Darmes an die Lebensweise resp. die Nahrung zeigt sich am auffallendsten am Mitteldarm der Anurenlarven ... Der Mitteldarm (bei Vögeln) ist zwar die bedeutend längste Strecke des gesamten Darmrohres, den der Reptilien, selbst der Krokodile übertreffend, zeigt aber sehr beträchtliche, von der Art der Nahrung abhängige Verschiedenheiten ... Die wichtigste Einrichtung des Mitteldarmes ist die Vergrößerung seiner inneren Oberfläche; dadurch wird vor allem eine Steigerung seiner Leistungen erreicht. Er steigert darin eigentlich nur die Beziehungen zur Außenwelt, woher schließlich die Ingesta stammen“ etc. Gegenüber Oppel stellt sich Gegenbaur auf den theoretischen, phylogenetischen Standpunkt, speziell auf den lamarckistischen Standpunkt; in diesem Lichte begreift er die Unterschiede in den Einrichtungen des Verdauungskanals als Reaktionen der lebenden Gewebe auf die Einflüsse der Außenwelt und denkt zugleich an die Möglichkeit der Vererbung der so erworbenen Eigenschaften. Gegenbaur's Stellungnahme lässt also — gegenüber Oppel — die Möglichkeit der Aenderung des Darmrohres infolge der Nahrung zu; sie geht aber zu weit: sie setzt sie voraus, obgleich es keine

Thatsachen giebt, welche dazu zwingen würden. Und noch mehr: Gegenbaur wagt es, auch die Vererbung der individuell erworbenen Eigenschaften anzunehmen, um das durch vergleichende Untersuchungen gefundene Thatsachenmaterial unter einem theoretischen, allgemeinen Gesichtspunkte zusammenbringen zu können.

Offenbar können nur fortgesetzte, systematisch angestellte experimentelle Untersuchungen entscheiden, ob die Art der Nahrung die Beschaffenheit des Verdauungskanals beeinflussen kann oder nicht. Würde der Nachweis geliefert werden, dass eine und dieselbe Tierspezies ein verschieden beschaffenes Darmrohr besitzen kann, je nachdem dieselbe mit der pflanzlichen oder tierischen Nahrung gefüttert wird, so wäre damit ein wichtiges Beispiel der Variabilität eines ganzen Organsystems in Bezug auf die äußeren Einflüsse gewonnen. Aber erst, wenn es gelingen würde, eine z. B. kurzdarmige und eine langdarmige Varietät einer Spezies zu züchten (wo also die erworbenen Charaktere durch Vererbung fixiert würden), könnte man von der Berechtigung des lamarckistischen Standpunktes sprechen.

Ich habe in der Litteratur viel gesucht, ob etwa derartige Versuche und Erfahrungen gemacht worden seien.

Zuerst will ich einige Beobachtungen verzeichnen, welche sich auf den Einfluss der Nahrung auf die Struktur des Vogelmagens beziehen. Semper (8) berichtet, dass es Hunter gelang, die innere Magenhaut der Seemöve (*Larus tridactylus*) durch ein Jahr fortgesetzte Fütterung mit Körnern in die Hornhaut zu verwandeln, wie sie den Magen der Körnerfresser auszeichnet, wobei auch die Muskelhaut bedeutend verdickt wurde; nach Edmondstone soll dies auch bei einem Raben, nach Ménétriés bei einer Eule erzielt worden sein. Holmgrén (nach Brandes 9) fütterte Tauben mit Fibrin oder Fleisch: schon nach 6—8 Tagen wurde die Muskelschicht dünner und weicher, was Holmgrén der allgemeinen Abmagerung zurechnet; er glaubt aber, man könnte bei geeigneter Versuchsanordnung den Taubenmagen bedeutend verändern. Er fütterte sechs völlig ausgewachsene Tauben mehrere Jahre lang nur mit Fleisch. Die Tiere zeichneten sich infolge der veränderten Lebensweise durch stärkere Entwickelung der Krallen und des Schnabels aus, die Spitze des Oberschnabels krümmte sich wie beim Raubvogel nach unten. Als nach zwei Jahren eine der Tauben starb, fand Holmgrén einen durchaus typischen Taubenmagen, nur war der Querdurchmesser geringer und auch die Muskelbäuche dünner; diese Degeneration ließ sich aber dadurch erklären, dass ein Glassplitter die Magenwand durchbohrt hatte. Ueber die anderen Tauben liegt keine Nachricht vor.

Brandes (9) kritisiert durchgreifend die von Semper citierten Fälle und kommt zu dem Schlusse, dass sie nichts beweisen. Er

selbst isolierte eine junge Nesttaube und fütterte sie sieben Monate lang nur mit rohem Fleisch; auch wurde ihr nicht die Möglichkeit geboten, Sand und Steinchen zu verschlucken. Das Tier besaß einen typischen Muskelmagen.

Insoweit bestehen Brandes' Ausführungen zu Recht. Aber er nimmt in seiner Abhandlung einen entschieden antilamarckistischen Standpunkt ein; ich halte es nicht für ratsam, in so verwickelten und bisher herzlich wenig studierten Problemen (wie Variabilität unter den äußeren Einflüssen, Anpassungsfähigkeit etc.) schon heute mit solchem Nachdruck allgemeine Urteile zu proklamieren, wie es Brandes in seiner Kritik thut. Er spricht wiederholt von Lamarck, eigentlich gegen Lamarck; auf der anderen Seite tritt er aber für die Selektionstheorie ein. Insofern es durch die vorliegenden Objekte geboten ist, auf Lamarck's Ansichten zurückzugehen, muss man zweierlei unterscheiden: die individuelle Anpassung und die Vererbung solcher Anpassungen. Da es sich in den von Brandes kritisierten Fällen um die sehr zweifelhafte Vererbung der erworbenen Eigenschaften überhaupt nicht handelt, bleibt nur die Frage übrig, ob eine individuelle Anpassung des Magens an die Nahrung möglich ist. Brandes zeigt, dass die bisher dafür angegebenen Beweise ungenügend sind; nichts mehr. Er hat natürlich nicht bewiesen, dass überhaupt keine irgendwelche Anpassung möglich ist; im Gegenteil: er führt selbst Beispiele an, welche für eine — wenn auch vielleicht nur quantitative — Anpassung zeugen.

Somit ist Brandes' Verwahren gegen die Lamarckisten im Grunde überflüssig. Aber er formuliert (ich gestehe gern, dass ihn die ausschweifende Berichterstattung Semper's dazu geführt hat) das spezielle Anpassungsproblem unzulässlich, so dass es ihm leicht kommt, dasselbe dann zu verwerfen: er fragt nämlich eigentlich, ob die bisherigen thatsächlichen Befunde davon zeugen, dass sich ein Raubvogelmagen infolge der geänderten Nahrung in einen Körnerfressermagen umbilden kann oder umgekehrt. Ein solcher Beweis ist natürlich nicht geliefert worden; ich glaube, er kann überhaupt nicht geliefert werden. Wenn man aber eine so radikale Umgestaltung zurückweist, so ist damit lange nicht die Unmöglichkeit einer individuellen Anpassung erwiesen.

Ich gehe auf Brandes' Abhandlung ausführlicher ein, weil er auf einem bisher so ungenügend thatsächlich durchforschten Gebiete unbegründete theoretische Allgemeinaussagen wagt. Er sagt z. B. zum Schlusse: „derartige Eigenschaften, wie sie sich im Bau des Magens aussprechen, werden meines Erachtens nicht durch Anpassung während der Dauer des Lebens erworben, sondern sind lediglich das Resultat einer Auslese des für diese oder jene Lebensweise Bestgeeigneten im Kampfe ums Dasein.“ Jedermann sieht

ein, dass uns durch eine Berufung auf eine so viel angezweifelte Theorie, wie es die Selektionstheorie in ihrem Gewande des einzigen Mittels für das Begreifenkönnen der Entstehung der Organismen ist, wenig genützt wird. Dadurch wird die Selektionstheorie zur dogmatischen Lehre erhoben, aus welcher man die heutigen Einrichtungen der Lebewesen bequem deduzieren kann; dieses Vorgehen widerspricht der erkenntnistheoretischen Grundlage der Naturwissenschaften. Man muss umgekehrt handeln: auf Grund der umfangreich durchgeführten Untersuchungen über die Anpassungsfähigkeit, Variabilität etc. der heutigen Organismen wird man erst die theoretischen Sätze über die Entwickelung der Organismenwelt induktiv konstruieren, eventuell über den Wert der bisherigen Theorien entscheiden können.

Brandes spricht auch von unserem speziellen Problem (der Beziehung der Länge des Darmkanals zur Nahrung): „niemand wird zweifeln, dass auch die Behauptung, der Darm der Fleischfresser würde durch Darreichung von pflanzlicher Nahrung verlängert, auf unzuverlässige Experimente zurückzuführen ist."

Es liegen eigentlich keine Experimente vor, sondern nur folgende Beobachtungen. Darwin (10) erzählt nach Daubenton, dass „der Darmkanal der Hauskatzen weiter und um ein Drittel länger ist als bei wilden Katzen derselben Größe; und dies ist offenbar die Folge von ihrer weniger strengen karnivoren Kost". — Nach Gurlt's Angaben (2) beträgt die Länge des Darmkanals beim Wolf 4 Körperlängen, beim Haushund 5—6. — In einem Nachtrag Gegenbaur's zur Abhandlung von H. Landois (2) wird ausgesagt, dass „die größere Länge des Darmkanals bei domestizierten Karnivoren gewiss das Produkt der mehr omnivoren Lebensweise ist".

Kassowitz (11), welcher Darwin's obenerwähnte Angabe streift, meint, dass — obwohl an diesem Unterschiede in der Länge des Darmkanals der Hauskatze und der wilden Katze auch schon die Vererbung beteiligt sein könnte — es doch in hohem Grade wahrscheinlich ist, dass die Verlängerung des Darmkanals der Hauskatze wenigstens zum Teile durch die mechanische Wirkung der gemischten und daher auch voluminösen Nahrung zu stande kommt; wenigstens spricht hierfür die Analogie mit dem Befunde oberhalb einer Darmstenose, bei welcher Rokitansky neben der Erweiterung der Höhle und der Verdickung der Wandungen mit Einschluss der Muskelschicht auch noch ausdrücklich eine Verlängerung der oberhalb der Stenose gelegenen Darmabschnitte beschreibt.

Den Einfluss der Nahrung auf die Beschaffenheit des Darmkanals kann man experimentell mit einiger Hoffnung auf Erfolg am besten bei den Omnivoren studieren, obzwar es vielleicht auch gelingt, manchen Fleischfresser mit pflanzlicher Kost, manchen

Pflanzenfresser mit Fleisch ohne bedeutende pathologische Veränderungen dauernd zu ernähren. Aber die Omnivoren eignen sich für solche Versuche an erster Stelle: sie sind von Haus aus an beiderlei Nahrung gewöhnt, können sie gut ausnützen; nährt man sie ausschließlich mit Pflanzen oder ausschließlich mit Fleisch, so ändert man eigentlich nur die quantitativen Verhältnisse in der Zusammensetzung der Nahrung. (Schluss folgt.)

Eine zweite deutsche Fundstätte für Carterius Stepanowi Dyb.

Von Dr. **Otto Zacharias** (Plön, Biol. Station).

In Nr. 16 und 17 des Biolog. Centralblattes (vom 15. Aug. 1902) ist von Dr. R. Lauterborn bekannt gemacht worden, dass ein Fischteich bei Mehlingen in der Rheinpfalz den bisher zunächst nur aus Böhmen, Galizien, Ungarn und Russland bekannten Süßwasserschwamm *Carterius Stepanowi* enthalte. Der genannte Zoolog hat die Gelegenheit, diesen Vertreter der Spongilliden-Gruppe eingehend beobachten zu können, dazu benutzt, um unsere bisherige Kenntnis von dieser Spezies mehrfach zu ergänzen und zu erweitern. Er hat auch dessen Symbiose mit einer zu den Palmellaceen gehörigen Alge (*Scenedesmus quadricauda*) festgestellt — ein Umstand, der um so merkwürdiger ist, als alle bisher genauer untersuchten Süßwasserschwämme eine andere sehr kleine einzellige Alge beherbergten, nämlich *Zoochlorella*, und zwar in außerordentlich großer Menge, wovon denn auch die mehr oder weniger intensive Grünfärbung herrührt.

Nun scheint der Schöhsee bei Plön, der auch sonst in vieler Hinsicht ein interessantes Wasserbecken ist, als eine zweite Fundstätte für *Carterius Stepanowi* betrachtet werden zu können, insofern im Grundschlamm desselben sehr viele gekrümmte und mit Dornen besetzte Fleischnadeln vorkommen, welche genau der von Lauterborn (S. 322 l. c.) gegebenen Abbildung entsprechen und auch dieselbe Größe besitzen (75 μ) wie die Nadeln des *Carterius Stepanowi*. Daneben kommen aber auch Gerüstnadeln vor von größerer Länge, die gleichfalls eine leichte Biegung aufweisen und in ihren Konturen genau mit jenen übereinstimmen, welche Dr. Lauterborn in Fig. 1 seiner damaligen Arbeit abbildet. Jedenfalls stimmen die im Grundschlamm des Schöhsees von mir aufgefundenen Spongillennadeln besser mit den entsprechenden Gebilden von *Carterius* überein, als mit denen von irgend einer der sonst für Mitteleuropa bekannten Arten. Das zeigt sich namentlich auch an der charakteristischen Zuspitzung des Endes der Gerüstnadeln, welches sich erst allgemach verschmälert, um dann auf einmal in eine lanzettenförmige Spitze auszulaufen. Andere Beobachter, denen ich diese Nadeln unter Hinweis auf die

Lauterborn'sche Zeichnung unterm Mikroskop vorzeigte, erkannten sofort die genaue Uebereinstimmung zwischen den Objekten und ihrer Abbildung. Einen lebenden *Carterius* habe ich im Schöhsee noch nicht bemerkt, und jetzt, in der kältesten Jahreszeit, ist auch keine Aussicht vorhanden, einen solchen zu erbeuten. Trotzdem aber legen die aufgefundenen Nadeln hinreichend Zeugnis dafür ab, dass Vertreter dieser Gattung in jenem Seebecken vorhanden sein müssen, und somit ist der Schöhsee als eine zweite deutsche Fundstätte für jenen bisher nur aus Osteuropa bekannten Süßwasserschwamm zu betrachten. [28]

Plön, den 10. Dezember 1902.

Dr. O. Amberg. Biologische Notiz über den Lago di Muzzano.

Forschungsbericht der biologischen Station Plön. Band X 1903.

Nach einigen kurzen Vorbemerkungen schildert der Verfasser die geographische Lage des in der Umgebung von Lugano liegenden Sees, geht dann über zu den Dimensionen desselben und macht Angaben über die Zu- und Abflussverhältnisse. Aus dem Abschnitte, der von der reich entwickelten Uferflora handelt, ist besonders die Angabe über das Vorkommen einer besondern Varietät der Wassernuss (*Trapa natans* var. *Muzzanensis*) zu erwähnen. Im folgenden Abschnitt macht der Verfasser einige Bemerkungen über die Lebensbedingungen im See, über die großen Temperaturschwankungen des Wassers, dessen chemische Eigenschaften, Farbe und geringe Transparenz. Das Plankton ist in qualitativer und quantitativer Hinsicht sehr reich. Die mittlere Planktonmenge beträgt 108 cm^3 im $m^3 = 1{,}5$ cm^3 Trockensubstanz. In den 10 Planktonproben, die aus den Jahren 1896—1901 stammen, konstatierte der Verfasser 72 pflanzliche und tierische Organismen, die Bakterien nicht mitgerechnet; nämlich Schizophyceen 7 Arten, Diatomaceen 8, Flagellaten 13, Konjugaten 3, Chlorophyceen 11, Protozoen 8, Rädertiere 13, Cruster 9. Die Spaltalgen, voran *Clathrocystis aeruginosa*, verursachen jahrein jahraus, selbst unter dem Eise, eine intensive Wasserblüte. Das Diatomeenplankton, das an Masse dem Schizophyceenplankton gleichkommt, besteht fast ausschließlich aus Melosiren. Von den Flagellaten, die sich aus 8 Peridineenarten und *Dinobryon* rekrutieren, ist eine hier konstant vorkommende, derb gezeichnete, stark spreizende, immer vierhörnige Form von *Ceratium hirundinella* besonders erwähnt und abgebildet. Die Länge der gezeichneten Individuen beträgt 280—310 μ, die Breite 45—55 μ. Als besonders merkwürdig erwähnt der Verfasser das massenhafte Auftreten von *Dinobryon* und *Clathrocystis* nebeneinander im Winter 1899. — Die Chlorophyceen sind mehr wegen ihrer großen Arten- und Varietätenzahl als wegen ihrer großen Menge merkwürdig. Unter ihnen kommen seltene

Sachen vor, vorwiegend Pediastreen. Ein *Coelastrum*, das einige Aehnlichkeit mit *C. cambricum* Arch. hat, jedoch *C. pulchrum* Schmidle viel näher steht, wird unter Hinweis auf die Diagnose von Schröter (Neujahrsblatt d. naturforsch. Gesellsch. Zürich 1897) vom Verfasser als neue Varietät (*C. pulchrum* var. *elegans*) aufgestellt und abgebildet.

Die Protozoen und Rädertiere sind aus Teichen bekannte Arten, auffallend ist nur die große Artenzahl der Rotatorien. Auch unter den Krebschen herrschen die Arten vor, die meist in seichten Gewässern vorkommen, so *Ceriodaphnia pulchella, Cyclops fuscus* und *Canthocamptus crassus.* Außer der Liste der Planktonten giebt der Verfasser bei jedem Organismus einige Notizen über das zeitliche Auftreten.

Im Anhang zu vorstehender Abhandlung berichtet der Verfasser über die Ergebnisse der Untersuchung von 3 Planktonmustern aus den Monaten Juni bis August 1902.

In den Schlussbetrachtungen werden die für die Qualifikation des Sees wichtigen Merkmale, wie geringe Tiefe, große Planktonmenge, qualitative Uebereinstimmung des Planktons mit dem Heleoplankton nach Zacharias zusammengefasst, nach welchen der See nicht als See im planktologischen Sinne, sondern als Teich zu bezeichnen ist. [65]

Zürich, den 2. April 1903. **Dr. O. Amberg.**

Leo Königsberger. Hermann von Helmholtz.

2. Bd., XV und 383 S., Gr. 8. Mit 2 Bildnissen. 3. Bd., IX und 142 S. Mit 4 Bildnissen und einem Brief-Faksimile[1]). Braunschweig, Vieweg u. Sohn, 1903.

Der zweite Band der Königsberger'schen Helmholtz-Biographie führt die Erzählung seines Lebens fort bis zum Jahre 1887; er umfasst die Heidelberger und die Berliner Zeit bis zur Niederlegung der Professur für experimentelle Physik. Der dritte Band schildert seine Thätigkeit als Präsident der physikalisch-technischen Reichsanstalt bis zu dem am 8. September 1894 erfolgten Tode. Auch in ihnen nimmt die Erzählung der äußeren Lebensereignisse einen verhältnismäßig kleinen Raum ein, der größere fällt auf die eingehenden Berichte über die wissenschaftlichen Arbeiten. Von ihnen gilt alles, was über sie bei Gelegenheit der Anzeige des ersten Bandes gesagt worden ist, in gleichem Maße. Daneben erhalten wir einzelne, sehr wertvolle Mitteilungen aus bisher ungedruckten Arbeiten und aus dem Briefwechsel. In letzterem kommt neben bedeutenden Gelehrten des In- und Auslandes, wie Gräfe, Donders, Ludwig, Fechner, Blaserna, Thomson, auch Frau v. Helmholtz zu Wort. Trotzdem ja naturgemäß nur die kurzen Trennungszeiten während der Ferienreisen Gelegenheit

1) Ueber den 1. Bd. vergl. Nr. 2 dieses Jahrgangs.

zum Briefwechsel geben konnten, genügen die mitgeteilten Proben doch, auch für diejenigen, die es noch nicht wussten, den Eindruck zu befestigen, welch geistig hochstehende Frau sie war, durchaus geeignet, einem so einzigen Manne als ebenbürtige Genossin zur Seite zu stehen. Von jenen Ferienreisen aber ist noch hervorzuheben, dass sie neben der Erholung auch häufig dem Verkehr mit hervorragenden Fachgenossen gewidmet waren, und dass insbesondere dem wiederholten Zusammenleben mit dem Physiker Blaserna in Pontresina manche Mitteilungen zu verdanken sind, welche das Bild, das K. entwirft, durch wichtige und liebenswürdige Züge vervollständigen.

Während dieser ganzen, mehr als 30 Jahre umfassenden Zeit, fuhr H. fort, zu den bedeutenden wissenschaftlichen Leistungen, die ihm schon vorher einen hervorragenden Platz unter den Physiologen und Physikern aller Zeiten gesichert hatten, neue und immer erstaunlichere hinzuzufügen. Seine schöpferische Kraft erschien in immer hellerem Lichte, erstreckte sich auf immer weitere Gebiete. Um nur einige hervorzuheben, nennen wir die Lehre von den Tonempfindungen (1863), welche für Physik, Physiologie und Musiktheorie gleich epochemachend geworden ist, den Abschluss der physiologischen Optik (1867), welche neben ihrer physiologischen Bedeutung auch noch durch die Befestigung der empiristischen Anschauungsweise einen Markstein in der Geschichte der Erkenntnistheorie bildet.

In dieser Zeit hatte sich Helmholtz' Denkerarbeit allmählich mehr und mehr von physiologischen Aufgaben ab und mehr physikalischen und rein mathematischen Problemen zugewendet. So musste schließlich der Uebertritt von der physiologischen Professur zu einer physikalischen als ganz natürliches, ja notwendiges Ereignis erscheinen. Zwar zerschlugen sich zunächst die Verhandlungen wegen Uebernahme einer solchen in Bonn (1868), wobei wohl auch die Trennung von dem liebgewonnenen Heidelberg und den dortigen Freunden und Genossen, Bunsen, Kirchhof, Zeller u. A., ins Gewicht fallen mochte. Als aber 1870 die Berufung nach Berlin auf den durch Magnus' Tod erledigten Lehrstuhl erfolgte, wobei der Jugendfreund Emil du Bois-Reymond den Vermittler spielte, schlug zwar H. selbst seinen Freund und Kollegen Kirchhof vor (den er dann später neben sich nach Berlin zu ziehen Anlass gab), nahm aber schließlich den Ruf an. Man kann nicht sagen, dass er erst in Berlin auf den ihm angemessenen Platz gekommen sei, denn Helmholtz füllte auch die Stellungen als Lehrer der Anatomie und der Physiologie in Königsberg, Bonn und Heidelberg so aus, dass er stets ein Meister ersten Ranges unter seinen Fachgenossen in diesen Gebieten war. Aber er war über diese Wissensgebiete hinausgewachsen. Sein universeller Geist hatte ihnen ab-

gewonnen, was ihn innerhalb derselben interessierte, und ging jetzt neuen Problemen nach, die in höherem Grade, als das in der Physiologie möglich ist, ihre Lösung auf dem Wege des mathematischen Kalküls suchen und finden. Dabei vernachlässigte er das Experiment keineswegs. Ihm war die mathematische Analyse das meisterhaft gehandhabte Werkzeug, um aus scharf formulierten Hypothesen Folgerungen zu ziehen, welche sich experimentell prüfen lassen, und dadurch zur wissenschaftlichen Begründung der zuerst nur hypothetisch aufgestellten Annahmen zu gelangen. Daneben aber konnte er auch noch durch tiefsinnige Untersuchungen den Bereich der mathematischen Anschauungen selbst erweitern und durch neue philosophische Betrachtungen ihre Grundlagen kritisch beleuchten.

Dass für eine so genial angelegte Natur schließlich auch der Rahmen einer physikalischen Professur zu enge wurde, kann nicht wunder nehmen. So kam denn die durch seines Freundes Werner Siemens' hochherzige Schenkung nach längeren Vorarbeiten zu stande gekommene Gründung der physikalisch-technischen Reichsanstalt zu rechter Zeit, um Helmholtz einen neuen Wirkungskreis zu schaffen. Nicht als ob die mit vieler Bureauarbeit verbundene Stellung eines Präsidenten dieser Anstalt auf die Dauer seinem Genius angemessen gewesen wäre. Aber für den Entwurf des Arbeitsplanes und der Organisation konnte die Anstalt wohl keinen besseren Leiter finden. Dass er daneben auch weiter wirken konnte als Mitglied der Akademie der Wissenschaften und als Professor ohne den Zwang der Vorlesungen für Anfänger, wie er es bis zu seinem Tode gethan als glänzendster Vertreter echt wissenschaftlichen Geistes im 19. Jahrhundert, als Zierde seiner Nation, ja der ganzen gebildeten Welt, ist ebenso der Universität Berlin wie der Wissenschaft selbst zu gute gekommen. Und dass er neben allen diesen höchsten Leistungen noch vielfach zu Gutachten über die schwierigsten Fragen, wie Luftschiffahrt, meteorologische Beobachtungen u. dergl. herangezogen werden und gleichzeitig in seinem Hause der Mittelpunkt edelster Geselligkeit sein konnte, zeugt von eisernem Fleiß wie von einer Universalität des Geistes, die nur wenigen Menschen gegeben ist.

Von den vielen, zum Teil die höchsten Probleme behandelnden Abhandlungen einen sachgemäßen Bericht zu geben, erfordert eine Hingabe und eine Einarbeitung in verschiedene Gebiete, welche kaum von einem Manne geleistet werden kann, wie ja die Thatsache, dass ein Mann der Urheber jener Werke ist, als ein Wunder anzusehen ist. Dafür war es aber auch ein Helmholtz. Dass Herrn Königsberger trotzdem diese Berichterstattung so trefflich gelungen ist, dafür gebührt ihm das höchste Lob. Zwar wird nicht jeder jedem dieser Berichte sofort in vollem Umfange folgen können.

Dazu gehören eben die verschiedensten Vorkenntnisse. Aber keiner, dem überhaupt Wissenschaft zugänglich ist, wird das Buch aus der Hand legen, ohne Erhebliches für Geist und Gemüt gewonnen zu haben. Und wer sich dadurch angeregt fühlt, einzelnes wieder zur Hand zu nehmen, z. B. „die Vorträge und Reden", in denen der große Meister aus seiner Gedankenarbeit mit das Beste in allgemein verständlicher Weise vorgetragen hat, wer die beiden prächtigen Rektoratsreden (Heidelberg 1862 u. Berlin 1877) oder die akademischen Reden „Das Denken in der Medizin" und „Die Thatsachen in der Wahrnehmung" (Berlin 1877 u. 1878) wieder liest, wird aus ihnen immer wieder Belehrung und Genuss schöpfen. Noch mehr aber werden diejenigen, welche den Personen selbst nahe standen, wie alle, die an reiner Hingabe für die Wissenschaft Anteil nehmen, ihre Freude haben an der schönen Gedächtnisrede für Gustav Magnus (Berlin 1871). Ich würde kein Ende finden, wenn ich alles aufzählen wollte. So muss ich mich denn mit diesen Beispielen begnügen, kann es aber nicht unterlassen, die besondere Freude auszudrücken, welche jeder Vertreter biologischer Wissenschaft daran haben muss, dass auf ihrem Boden ein solcher Wunderbaum erwachsen ist.

Wie hoch H. selbst diesen seinen Ursprung einschätzte, dafür mögen die schönen Worte zeugen, mit denen er bei seinem fünfzigjährigem Doktorjubiläum für die Erneuerung des Diploms dankte: „Ich bin mir immer bewusst geblieben und habe es auch schon oft ausgesprochen, dass ich dem Studium der Medizin viel verdanke, selbst für meine spätere Laufbahn als Physiker. Es hat mir eine viel breitere Kenntnis der Natur gegeben als ich, durch ein Studium beschränkt auf die unorganische Natur und die Mathematik je gewonnen haben würde, und die dem Arzte auferlegte ernste Verantwortlichkeit für den Erfolg seiner Bemühungen hat mich früh daran gewöhnt, vor allem nach sicherer Kenntnis der wirklichen Thatsachen und ihrer Konsequenzen zu streben. Eben deshalb habe ich der Medizin mich immer eng verbunden gefühlt, als meiner ersten geistigen Heimat, wenn ich auch in späteren Jahren ihr nicht mehr ausgiebige Arbeit habe zuwenden können, und in diesem Sinne haben mich die in dem Anschreiben der Fakultät mir gegebenen Versicherungen hocherfreut."

Zum Schluss kann ich nicht umhin, dem Verfasser dieses Werkes wie der Verlagshandlung meinen innigen Dank auszusprechen für das schöne Denkmal, das sie in ihm dem Menschen wie dem Gelehrten errichtet haben. Das Buch wird, das kann man wohl sagen, für immer eine Zierde unserer wissenschaftlichen Litteratur sein.

J. Rosenthal. [51]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Juli 1903. № 14 u. 15.

Variation und Selektion.

Eine Kritik der Gründe, die Wettstein für die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften vorbringt.

Von **Robert von Lendenfeld.**

Ebenso wie wohl die meisten anderen Zoologen bin auch ich der Ansicht, dass eine Vererbung individuell von den Somata erworbener Eigenschaften nicht stattfindet. Ich hielt diese Auffassung für so fest begründet, dass es mir nicht geboten schien, auf die in den letzten Jahren dagegen vorgebrachten Bedenken zu antworten. Nun hat sich Wettstein in dem, gelegentlich der Naturforscherversammlung zu Karlsbad gehaltenen Vortrag über Neo-Lamarckismus [1]) für das Vorkommen einer Vererbung solcher individuell erworbener Eigenschaften ausgesprochen. Wegen der Autorität, die Wettstein als Biologe genießt, und der hohen Achtung, die ich selbst seiner Urteilskraft entgegenbringe, hat dieser Ausspruch mich veranlasst, die von Wettstein vorgebrachten Argumente einer eingehenden Prüfung zu unterziehen.

Jeder, der sich mit descendenztheoretischen Fragen beschäftigt, weiß, dass die dabei in Anwendung kommenden Begriffe zum Teil

1) R. von Wettstein, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Vortrag gehalten in der allgemeinen Sitzung der 74. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad am 26. September 1902. Jena 1903.

der nötigen Schärfe ermangeln und dass in Bezug auf die Bedeutung der einschlägigen termini technici ziemliche Unsicherheit herrscht. Aus diesen Gründen scheint es mit notwendig, zunächst den Umfang, welchen ich jenen Begriffen gebe, und die Bedeutung, welche ich den von mir verwendeten termini technici beilege, zu erörtern, sowie meine Auffassung von der Variation und Selektion überhaupt übersichtlich darzustellen. Dann erst will ich, von dem so gewonnenen Standpunkte aus, Wettstein's Ausführungen betrachten.

Nach meiner Auffassung ist der wesentliche Bestandteil jedes Organismus die Vivisubstanz. Diese biogene (Verworn) Substanz hat bei allen Tieren und Pflanzen die gleiche chemische Zusammensetzung. Sie ist vermutlich in den Zellkernen und zwar im Chromatin enthalten. Die Vivisubstanz hat die Eigenschaften eines Krystalles. Der Mineralkrystall zieht aus einer, die Bestandteile, aus denen er selbst besteht, enthaltenden Lösung, diese Bestandteile an sich, ordnet die Teilchen derselben so an, wie sie in ihm selbst angeordnet sind, und fügt die also herangerafften und gleich angeordneten Teile sich an: er wächst durch Assimilation. Das gleiche thut die Vivisubstanz, es kommt aber bei ihr noch hinzu, dass sie, wenn sie durch solches Krystallwachstum eine gewisse Größe erlangt hat, in zwei Stücke zerfällt. Sie kann das, weil sie vermutlich ziemlich viel Krystallwasser enthält und trotz ihres krystallinischen Gefüges weich ist.

Wenn durch solche Assimilation ein Mineralkrystallteilchen zu einem größeren Krystall, beziehungsweise ein Vivisubstanzteilchen — unter fortwährender Vermehrung durch Teilung — zu einer größeren Menge von Vivisubstanz (in zahlreichen Zellen) heranwächst, so können die zu dem ersten Teilchen hinzukommenden, assimilierten Teile jenem ersten Teilchen in ihrem krystallinischen Gefüge entweder vollkommen gleichen, oder sie können von demselben etwas abweichen. Das erstere Verhalten nenne ich Konstanz, das letztere Variation.

Wie manche Minerale, z. B. der Kalkspat, viele Krystallformen haben, die dann in einer unendlichen Zahl verschiedener Größen und Kombinationen auftreten, so verhält es sich auch mit der Vivisubstanz. Wächst ein Kalkspatteilchen zu einem Krystall aus, so hängt die Gestalt, welche dieser Krystall schließlich erlangt, einerseits von der inneren Natur des Kalkspates selbst und andererseits von den Einflüssen ab, welche von außen her auf jenes erste Teilchen, von dem die Krystallisation ausgeht, eingewirkt haben und auch während der Krystallisation auf den wachsenden Krystall einwirken. Das Gefüge und die Gestalt der neu gebildeten Teile

der wachsenden — und dabei sich teilenden — Vivisubstanz werden in gleicher Weise zunächst und hauptsächlich von der innern Natur dieser Vivisubstanz selbst und dann von den Einflüssen bestimmt, welche von außen her auf das ursprünglich vorhandene Teilchen, den Keim, eingewirkt haben und auch während des Wachstums (der Teilung) einwirken. Die auf der inneren Natur der Substanz jenes ersten Teilchens, beziehungsweise dieses Keimes, beruhenden, also von innen nach außen wirkenden, gestaltenden Kräfte, nenne ich die exinterioren; die von den Verhältnissen der äußeren Umgebung ausgehenden, also von außen nach innen wirkenden, die extraneïschen.

Die exinterioren Kräfte bewirken, dass die neu hinzukommenden Teile dasselbe Gefüge erlangen wie die, an die sie sich anheften. Hierin liegt das Wesen der Assimilation. Aber es wäre irrtümlich, zu glauben, dass die exinterioren Kräfte, wenn sie allein wirken, absolute Konstanz zur Folge hätten, und dass alle Variation als Wirkung extraneïscher Einflüsse anzusehen wäre.

In Wahrheit führt langandauerndes Wachstum an sich eine Schwächung der heranraffenden und die Teilchen gleichartig anordnenden, assimilierenden Kraft herbei. Große Mineralkrystalle sind deshalb unregelmäßiger gebaut als kleine, und über eine bestimmte Größe hinaus wachsen deshalb Mineralkrystalle überhaupt nicht. Lang andauerndes Wachstum und die im Gefolge desselben auftretende fortwährende Teilung bringen in der Vivisubstanz ganz die gleiche Wirkung hervor. Ich nenne die dadurch entstehende exinteriore Variation eine dekadente.

Die Vivisubstanz in den Protisten und in den Keimzellen der vielzelligen Pflanzen und Tiere vermischt sich ab und zu mit der Vivisubstanz eines anderen, ähnlichen Protisten, beziehungsweise einer anderen, ähnlichen Keimzelle. Diese sich vermischenden Vivisubstanzteile gehören unter normalen Umständen Protisten oder Keimzellenreihen an, welche verschiedenen extraneïschen Einflüssen ausgesetzt waren und deshalb verschieden geworden sind. Da nun diese sich mischenden Vivisubstanzen ungleich sind, da bei den der Mischung vorausgehenden Reifeteilungen nicht immer dieselben Teile ausgestoßen werden und da die Art der Mischung selbst Schwankungen unterworfen ist (Determinantenlehre), so muss die aus der Mischung zweier solcher Vivisubstanzteile hervorgehende Substanz von beiden gemischten verschieden sein, ihnen gegenüber eine Variation darstellen. Die durch eine solche Mischung zu stande gebrachte Variation nenne ich eine amphimiktische.

Diese durch die Mischung verschiedener Vivisubstanzindividuen erzeugte amphimiktische Variation ist der dekadenten Variation annähernd entgegengesetzt und hebt daher die Dekadenz so

ziemlich auf, weshalb sie als Neukräftigung der Vivisubstanz in die Erscheinung tritt. Indem die Vivisubstanz sich dieses Mittels zur „Neukräftigung" bediente, erlangte sie die Fähigkeit unbegrenzten Wachstums: in zahllose Teile zerlegt hat sie sich — in den jetzt lebenden Organismen — über die Erde verbreitet.

Aus obigem ergiebt sich, dass alle Reihen von auseinander hervorgehenden Zellen, auch die Keimzellenreihen, so lange keine äußeren Einflüsse auf sie einwirken und sie sich nicht paaren, dekadent variieren, dass aber die ab und zu eintretende Paarung (Konjugation, Befruchtung), deren wesentliches Moment die Mischung zweier Vivisubstanzteile ist, eine amphimiktische Variation zur Folge hat, welche, falls die sich mischenden Vivisubstanzteile im richtigen Maße voneinander abweichen, eine der dekadenten Variation ähnliche, aber gerade entgegengesetzte ist und daher die von der Dekadenz verursachten Veränderungen immer wieder beseitigt.

Nur die Vivisubstanz der Protisten und der Keimzellen der Metazoen und vielzelligen Pflanzen ist im stande, der Dekadenz durch Amphimixis wirksam zu begegnen. Die Vivisubstanz in den Somazellen der vielzelligen Tiere und Pflanzen vermag sich ebensowenig mit anderen Vivisubstanzen zu mischen wie ein Mineralkrystall mit einem anderen: bei beiden giebt es nichts, was der dekadenten, exinterioren Variation entgegenzuwirken vermöchte und so wie den letzteren ist daher auch den ersteren eine gewisse Wachstums- beziehungsweise Vermehrungsgrenze gesetzt, welche in der bekannten Erscheinung, dass alle Somata sterben müssen, zum Ausdruck kommt.

Die unter fortgesetzter Vermehrung durch Teilung aus der einfachen (parthenogenetisch sich entwickelnden) oder gemischten (erst befruchtet sich entwickelnden) Keimzelle hervorgehenden Zellen, welche das Soma zusammensetzen, folgen bei ihrer, während der Embryonalentwickelung fortschreitenden Differenzierung bestimmten Bahnen, die ihnen durch das Gefüge der Keimzelle, der sie entstammen, vorgezeichnet sind. Diese Prädestination ist das konstante Moment. Dazu gesellt sich die dekadente Variation.

In den Keimzellenreihen verursachen die exinterioren Einflüsse Konstanz und dekadente Variation, welch letztere aber durch die amphimiktische Variation ganz oder größtenteils wieder aufgehoben wird. In den Somazellen verursachen die exinterioren Einflüsse konstante Differenzierung in vorherbestimmter Richtung und dekadente Variation und es giebt hier nichts, was der letzteren entgegenwirken würde.

Die extranëische Einwirkung der äußeren Umstände auf die

Vivisubstanz der Keim- und Somazellen kann eine unmittelbare oder mittelbare sein.

Unmittelbar ist sie immer dann, wenn der betreffende äußere Einfluss auf eine Somazelle oder auf eine außerhalb des mütterlichen, beziehungsweise väterlichen Körpers befindliche, reife, aber noch nicht gepaarte Keimzelle direkt einwirkt. Unmittelbar ist sie aber auch dann, wenn der äußere Einfluss durch Körperteile hindurch auf die Somazellen anderer Teile oder auf die noch innerhalb des elterlichen Körpers befindlichen, unreifen oder reifen, aber noch nicht gepaarten Keimzellen einwirkt, ohne dass er selbst beim Hindurchtreten durch jene Körperteile irgendwie verändert wird. Eine solcherart unmittelbar hervorgebrachte extranëische Variation nenne ich eine direkte.

Mittelbar ist die Einwirkung äußerer Einflüsse, wenn sie in einem oder einigen Körperteilen Aenderungen hervorbringt, welche dann ihrerseits durch Abänderung der chemischen Zusammensetzung des Blutes u. dergl. verändernd auf die Somazellen anderer Körperteile oder die Keimzellen einwirkt. Eine derartige mittelbar hervorgebrachte extranëische Variation ist als eine indirekte zu bezeichnen.

Die extranëisch indirekten Variationen sind sekundäre Veränderungen, welche durch extranëisch direkte Variationen verursacht werden. Diese sekundären Veränderungen sind zweierlei Art. Zunächst wird jede direkte Variation eines Körperteiles verändernd auf die Säfte und die Reizleitungsbahnen (Nerven bei den Tieren) einwirken und diese Veränderungen werden verschiedene Variationen in den Somazellen anderer Körperteile und in den Keimzellen hervorbringen. Solche Variationen erscheinen als einfache Reaktionen auf die sie verursachenden Veränderungen und ich nenne sie daher reaktive.

Dann haben aber auch die vielzelligen Organismen im Laufe ihrer phylogenetischen Entwickelung die Fähigkeit erlangt, auf bestimmte, direkte extranëische Variationen einzelner Teile hin, oft auf sehr kompliziertem Wege, andere Variationen derselben oder anderer Teile hervorzubringen, welche den äußeren Einflüssen, die jene direkten Variationen erzeugten, angepasst sind, ihren etwa schädlichen Wirkungen begegnen und so als eminent nützliche Abänderungen erscheinen. Solche Variationen nenne ich adaptive.

Dass solche Variationen in den Somazellen zu stande kommen können, ist sicher (Hautschwielen, Langstämmigkeit der Pflanzen dichter Bestände). Ob sie auch in den Keimzellen hervorgebracht werden können, ist zwar zweifelhaft, für unmöglich möchte ich das aber nicht halten (Germinalselektion?).

Wenn wir dies nun übersichtlich zusammenstellen, so erhalten wir folgende Schemen:

A. Morphologische Beziehungen der Nachkommen zu den Vorfahren.

Die neu hinzukommenden Teile (Nachkommen) sind in Bezug auf den erstvorhandenen Teil (Vorfahr)	gleich oder weichen von ihm nach einer vorher bestimmten Richtung ab: Konstanz,
	ungleich oder weichen von ihm nicht genau nach der vorher bestimmten Richtung ab: Variation.

B. Die, die morphologischen Beziehungen zwischen Vorfahr und Nachkommen, bestimmenden Einflüsse und die Einteilung der Variationsursachen.

1. Die Gestaltung der neu hinzukommenden Teile (Nachkommen) wird beeinflusst von	der inneren Natur der Substanz: exinterior (2),
	der Einwirkung äußerer Verhältnisse: extranëisch (4).
2. Der exinteriore Einfluss bewirkt	der Natur des Assimilationsprozesses gemäß Gleichheit zwischen dem erst vorhandenen Teil (Vorfahr) und den später hinzukommenden Teilen (Nachkommen) oder Differenzierung der letzteren in vorherbestimmter Richtung: exinteriore Konstanz,
	aber auch unter Umständen eine Veränderung: exinteriore Variation (3).
3.	Die einzige bekannte exinteriore Variation ist die durch lang andauerndes Wachstum, beziehungsweise lange fortgesetzte Vermehrung durch Teilung hervorgerufene Lockerung des Gefüges infolge des Alters. Die hierdurch zu stande-gebrachte Veränderung ist die dekadente Variation.
4. Der extranëische Einfluss	bewirkt, auf die Vivisubstanz der Zellen einwirkend, extranëische Variation (5),
	bestimmt, indem durch ihn schon vorher auf die Vorfahren eingewirkt worden war, die aus der Mischung sich ergebende amphimiktische Variation.

5. Die extranëische Variation ist eine von äußeren Einflüssen	unmittelbar bewirkte: direkte extranëische Variation,
	mittelbar bewirkte: indirekte extranëische Variation (6).
6. Die indirekte, extranëische Variation beruht auf einer	einfachen Reaktion: reaktive indirekte extranëische Variation,
	nützlichen, im Laufe der phylogenetischen Entwickelung erworbenen, individuellen Anpassungsfähigkeit: adaptive, indirekte extranëische Variation.

C. Einteilung der Variationen in Bezug auf das Objekt.

Diese Variationen sind, wenn sie	die Körperzellen der vielzelligen Tiere und Pflanzen betreffen: somatische Variation,
	die Keimzellen oder Protisten betreffen: Germinale Variation.

Wir wollen nun auf Grund dieser Auseinandersetzungen untersuchen, in welchen Beziehungen die nacheinander aus den kontinuierlichen Keimzellenreihen hervorgehenden Somata zueinander stehen.

Hierbei ist zunächst festzustellen, dass eigentlich nur bei Zwittern jedes Soma dem gerade vorher aus derselben Keimzellenreihe hervorgegangenen Soma gleicht, während bei getrenntgeschlechtlichen, saisondimorphen, abwechselnd parthenogenetisch und geschlechtlich sich fortpflanzenden, mit einem Wort bei allen polymorphen (im weitesten Sinne) Organismen, nicht die einzelnen Somata, sondern die ganzen Cyklen der verschiedenen Somata miteinander verglichen werden müssen.

Wenn ich im folgenden von Somata, Vorfahren, Nachkommen u. dergl. spreche, so sind dabei nur bei Zwittern die einzelnen Somata, bei allen anderen die ganzen Cyklen der polymorphen Somata gemeint.

Die in der Natur des Assimilationsprozesses der Vivisubstanz begründete exinteriore Konstanz kommt darin zum Ausdruck, dass die nacheinander aus derselben Keimzellenreihe hervorgehenden Somata einander im allgemeinen gleichen.

Die Variationsursachen bringen, nur in sehr seltenen Fällen (Mutation, De Vries) plötzlich bedeutendere Abweichungen hervor: in der Regel sind diese ganz geringfügig, vorhanden sind sie aber wohl stets.

Die dekadente exinteriore Variation veranlasst eine Schwächung der nacheinander aus einer Keimzellenreihe hervorgehenden Individuen, und diese Wirkung tritt immer dann sehr deutlich hervor, wenn entweder bei abwechselnd parthenogenetisch und geschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen die parthenogenetische Vermehrung zu lange fortgesetzt wird oder bei stets geschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen die bei der Paarung sich mischenden Vivisubstanzteile nicht hinreichend verschieden sind, was bei der Inzucht der Fall ist.

Die amphimiktische Variation eliminiert unter normalen Umständen die Wirkung jener dekadenten Variation immer wieder. Außerdem bringt sie noch mancherlei andere Abweichungen hervor, welche dazu führen, dass die Nachkommen in vielen Stücken und in verschiedenen Richtungen von den Vorfahren abweichen.

Die extranëischen Einflüsse werden verändernd auf die Keimzellenreihen einwirken und die durch sie hervorgebrachten Variationen werden in Unterschieden zwischen den vor und nach der Einwirkung jener Einflüsse aus den Keimzellenreihen hervorgehenden Somata zum Ausdruck kommen. Je nachdem die äußeren Einflüsse direkt auf die Keimzellen einwirken oder erst in dem Soma Veränderungen hervorbringen, die dann abändernd auf die Zusammensetzung der Säfte etc. wirken und hierdurch Variationen in den Keimzellen hervorrufen, werden die in den später aus diesen Keimzellenreihen hervorgehenden Somata hervorgebrachten Unterschiede als extranëisch direkte und extranëisch indirekte Variationen zu bezeichnen sein.

Ob die Aenderung des Soma, welches solcherart eine indirekte extranëische Variation in den Nachkommen hervorbringt, reaktiver oder adaptiver Natur ist, wird hierbei ganz gleichgültig sein und es werden diese Variationen der Nachkommen, auch wenn sie von adaptiven somatischen Variationen des Vorfahrs verursacht werden, einen reaktiven Charakter besitzen.

Oben habe ich bemerkt, dass möglicherweise die Keimzellen — ebenso wie die Somazellen — für sich ganz unabhängig von den Somata, durch extranëische Einflüsse jeder Art nicht nur reaktiv, sondern auch adaptiv, das heißt in der Weise variiert werden könnten, dass die durch diese Variation in den Nachkommen erzeugte Veränderung nützlicher Art ist. Ich denke mir, dass die Keimzellen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Organismenwelt, in Bezug auf die am längsten gleich bleibenden Verhältnisse, wohl eine solche Fähigkeit erlangt haben könnten, die dann als Entwickelungstendenz in die Erscheinung treten müsste.

Aus obigem ergiebt sich, dass die Nachkommen sowohl von dem Vorfahr wie untereinander mehr oder weniger verschieden sein werden. Die amphimiktischen Variationsursachen zusammen

dürften eine nach allen Richtungen bis zu einer gleichen Entfernung gehende Abweichung der Nachkommen vom Vorfahr verursachen. Die exinteriore dekadente Variation und jede Art von extraneïscher Variation aber werden, da sie auf alle Keimzellen so ziemlich in der gleichen Weise verändernd einwirken, eine Variation aller Nachkommen nach einer und derselben Richtung hin herbeiführen.

Bildlich nach Stammbaumart dargestellt würden die Variationen der auf einen Vorfahr (ein Elternpaar) folgenden Nachkommen einen umgekehrten Kegel darstellen, dessen unten liegende Spitze den Vorfahr (das Elternpaar) bezeichnet und dessen oben liegende Grundfläche die Nachkommen repräsentiert. Ein dem Vorfahr vollkommen gleichender Nachkomme würde als ein genau vertikal über dem Kegelscheitel gelegener Punkt der Kegelbasis erscheinen, während die anderen, demselben nicht genau gleichenden Nachkommen repräsentierenden Punkte andere Lagen einnehmen würden. Die gerade (und vertikale) Verbindungslinie des Vorfahr (am Kegelscheitel) mit dem unveränderten Nachkommen bezeichnet die Konstanz. Die (schiefen) Verbindungslinien des Vorfahren (am Kegelscheitel) mit allen anderen Nachkommen (außerhalb dieses Konstanzpunktes) bezeichnen die Variationen.

Wie oben erwähnt wird die amphimiktische Variation wohl nach allen Richtungen gleich weit gehen, während die durch andere Ursachen bewirkten Variationen bei allen Nachkommen gleichartig sein und eine Abweichung aller in derselben Richtung bewirken werden. Aus diesem Grunde werden die Resultierenden aus allen auf jeden einzelnen Nachkommen einwirkenden, Variationen verursachenden Kräften, welche die thatsächlichen, durch Linien in unserem Stammbaumbilde dargestellten Entwickelungsrichtungen sind, in den meisten Fällen alle so ziemlich nach der gleichen Richtung von der senkrechten Konstanzlinie divergieren. Unser Variationskegel wird daher nicht ein gerader, sondern ein schiefer Kegel sein. Ferner wird, da die Abweichungen von der, den Durchschnitt aller Variationen repräsentierenden Kegelachse nach den verschiedenen Richtungen hin nicht gleich groß sind, der Variationskegel eine unregelmäßig konturierte Basisfläche haben. Je größer die überallhin führende amphimiktische Variation ist, um so größer werden der Scheitelwinkel und die Basisfläche des Kegels sein. Je größer die, aus all den anderen Variationsursachen zusammen resultierende Variation ist, um so mehr wird der Kegel von der Vertikalen abweichen, um so schiefer wird er werden. Ist die amphimiktische Variation gering und divergiert die Resultierende aus den nicht amphimiktischen Variationsursachen stark, so wird der Variationskegel schlank und stark geneigt, und er kann unter diesen Umständen ganz außerhalb der Scheitelvertikalen zu liegen kommen: in diesem Falle weichen alle Nachkommen

von dem Vorfahr (ungleich stark) in einer und derselben Richtung ab. Ist dagegen der Kegel breiter oder weniger stark geneigt, sodass die Scheitelvertikale in ihn hineinfällt, so wird wohl die Zahl der Nachkommen, die nach der einen Seite abweichen, größer als die Zahl jener sein, die in der entgegengesetzten Richtung abweichen, aber es wird in diesem Falle doch wenigstens einige Nachkommen geben, die auch nach dieser Richtung hin variieren.

Die darwinistische Lehre setzt ein Variieren der Nachkommen nach allen Richtungen hin und zwar in jeder Richtung bis zu der gleichen Entfernung von dem Vorfahr voraus: bildlich dargestellt würden nach dieser die Variationsrichtungen daher stets einen geraden und aufrechten Kreiskegel bilden, dessen Achse mit der, von den konstanten Nachkommen repräsentierten Scheitelvertikalen zusammenfällt. Die neolamarckistische Lehre setzt ein Variieren in einer, durch die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften bestimmten Richtung voraus: bildlich dargestellt würden nach dieser die Variationen der Nachkommen einen geneigten, sehr schlanken Kegel oder gar nur eine schiefe Linie bilden und würde die Richtung der Abweichung der Achse jenes Kegels beziehungsweise dieser Linie von der Scheitelvertikalen ausschließlich durch jene Vererbung bestimmt. Es weicht sonach die oben dargestellte Auffassung, die ich von der Variation habe, wesentlich, sowohl von der darwinistischen (ich will nicht sagen darwinischen!), als auch von der neolamarckistischen Auffassung ab.

Eine der nützlichsten Eigenschaften, welche die Keimzellenreihen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung erlangt haben, ist die, sich so rasch zu vermehren, dass jede besonders günstige Ausbreitungsgelegenheit, die sich ihnen bietet, voll ausgenützt werden kann. Dies hat zur Folge, dass unter gewöhnlichen oder gar ungünstigen äußeren Umständen viel mehr Keime produziert und viel mehr Nachkommen erzeugt werden, als bestehen können. Von den oben beschriebenen Variationskegeln werden deshalb nur unter ganz abnorm günstigen Verhältnissen alle Teile sich erhalten, sonst aber immer viele Teile vernichtet werden. Dabei werden die unter den jeweilig herrschenden Verhältnissen tauglichsten Teile bestehen bleiben, die minder tauglichen aber eliminiert werden. Diese partielle Vernichtung des Variationskegels bezeichne ich als Selektion.

Wenn der Variationskegel so stark geneigt ist, dass die Scheitelvertikale außerhalb desselben zu liegen kommt, so kann die Selektion auf diejenigen Qualitäten, bezüglich welcher die Nachkommen alle in der gleichen Richtung vom Vorfahr abweichen,

unmöglich einen entscheidenden Einfluss ausüben. Wenn in einem solchen Falle die eingeschlagene Variationsrichtung ein Tauglicherwerden der Nachkommen im Vergleich zum Vorfahr herbeiführt, also eine nützliche ist, werden sich die betreffenden Keimzellenreihen erhalten und — wegen des gleichmäßigen Fortwirkens der Variationsursachen — Somata hervorbringen, die in aufeinanderfolgenden Generationen immer tauglicher sein werden. Diesen Abänderungsprozess kann die Selektion wohl beschleunigen, einen irgendwie entscheidenden Einfluss auf denselben kann sie aber nicht ausüben: er würde sich ohne Einflussnahme der Selektion ebenso, nur etwas langsamer, abspielen, wie wenn die Selektion auf ihn einwirkt. Wenn andererseits eine derartig gleichsinnige Variation schädlicher Art ist, so wird die Selektion die betreffenden Keimzellenreihen zwar wohl vernichten, niemals aber so auf sie einwirken können, dass die Somata aufeinanderfolgender Generationen zum Leben tauglicher werden.

Ist der Variationskegel breiter oder nicht so stark geneigt, und fällt die Scheitelvertikale (Konstanzlinie) in sein Inneres, so wird es der Selektion zwar möglich sein, einen entscheidenden Einfluss auszuüben und eine Entwickelung nach jeder Richtung zu bewirken, es wird ihr aber auch dann schwer sein, eine andere Rasse als die hervorzubringen, die der Variationskegelachsenrichtung entspricht.

Da die Variationskegel stets mehr oder weniger schief sind und in Bezug auf diese oder jene Qualität — welche sich dann der entscheidenden Einwirkung der Selektion vollkommen entzieht — über die Vertikale hinaus abweichen dürften, glaube ich der Selektion keine allzugroße Einflussnahme auf die Gestaltung der Organismen zuschreiben zu sollen. Sie vermag wohl Untaugliches zu vernichten, niemals aber Nützliches zu schaffen, und gerade das ist es, auf was die fortschreitende Ausgestaltung der vielzelligen Tiere und Pflanzen beruht. Andererseits wird sie, namentlich auf die nach allen Richtungen hin gehende amphimiktische Variation einwirkend, auch Beträchtliches zu leisten vermögen und gewiss stets dazu beitragen, die nützliche Anpassung der einzelnen Qualitäten und besonders die Ausbildung der Harmonie aller Qualitäten zu fördern.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass die Variationskegel gerade und aufrechte Kreiskegel sind, halten die Darwinisten die Selektion für fähig, jede beliebige Veränderung im Laufe der phylogenetischen Entwickelung hervorzubringen. Da ich aber, wie oben ausgeführt, jene Prämisse nicht für richtig halte, betrachte ich auch diese Schlussfolgerung als eine irrtümliche. Noch weniger kann ich mich in dieser Sache auf Seite der Neo-Lamarckisten stellen, die der Selektion überhaupt jede Einflussnahme absprechen. Wie

in Bezug auf die Variation weicht auch in Bezug auf die Selektion meine Auffassung von jener der Darwinisten sowohl als auch der Neo-Lamarckisten ab. (Schluss folgt.)

Ueber den Antagonismus zwischen Hermaphroditismus und Differenzierung, sowie über einige, dieses Thema berührende Fragen.

Von Dr. J. Schapiro, Bern (Zool. Institut). Oktober 1902.

(Schluss.)

Nun, die Quelle dieser „proteusartigen, individuellen Variabilität ist nach Weismann in der, in der Organismenwelt so sehr verbreiteten Amphimixis zu suchen. Nehmen wir z. B. an, dass eine Anzahl Individuen, die sich in einigen erblichen, individuellen Merkmalen voneinander unterscheiden, miteinander gekreuzt werden, so wird schon die nächste Generation eine höhere Kombination (zwei individuell verschiedene Charaktere) von individuellen Charakteren im Keimplasma besitzen. Die Nachkommen vereinigen doch in sich die Vererbungstendenzen zweier Vorfahren, ihr Organismus stellt gewissermaßen ein Kompromiss der beiden elterlichen Entwickelungstendenzen dar. Die folgende dritte Generation bildet ein Kompromiss von vier individuell verschiedenen Charakteren u. s. w. Die Kombinationen des Keimplasmas — und somit auch die Variabilität — werden also durch die Amphimixis gesteigert. Weismann[1]) selbst äußert sich diesbezüglich folgendermaßen[2]). „In dieser Vermischung sehe ich die Ursache der erblichen individuellen Charaktere, und in der Herstellung dieser Charaktere die Aufgabe der amphigonen Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen „Selektion“ neue Arten hervorbringt“.

„[3])Ueberhaupt wüsste ich der sexuellen Fortpflanzung keine andere Bedeutung beizumessen als die, das Material an erblichen, individuellen Charakteren zu schaffen, mit welchen die Selektion arbeiten kann.“

Ferner[4]), „Sexuelle Fortpflanzung ist durch und für Naturzüchtung entstanden, als das einzige Mittel, durch welches die individuellen Variationen in jedem Verhältnis miteinander verbunden und gemischt werden können.“

Weiter[5]), „Gerade diese proteusartige individuelle

---

1) Ich hebe nur einige, wenige der hierfür charakteristischen Stellen von Weismann hervor.

2) Aufsätze, S. 331.

3) Aufsätze, S. 342.

4) S. 669 (unten).

5) S. 785.

Variabilität aber ist die unentbehrliche Voraussetzung aller Selektionsprozesse und die stete Vermischung der individuellen Vererbungstendenzen, wie sie durch geschlechtliche Fortpflanzung gesetzt wird, schien mir die Quelle dieser Variabilität. Ich bin heute, wenn möglich, noch mehr von der Richtigkeit dieser Ansicht überzeugt."

Soviel über die amphigone Fortpflanzung. — Was nun die Konjugation der Protozoen betrifft, so hat sie nach Weismann dieselbe Bedeutung wie die obengenannte.

„[1])Nun verstehen wir auch, warum die Natur bei diesen Tieren (Protozoen) schon einen so hohen Wert auf die periodische Vermischung der Kernsubstanzen je zweier Individuen legt, warum sie überhaupt hier schon die Amphimixis eingeführt hat.

Es kommt offenbar auch hier schon darauf an, ein stets wechselndes Material an Kombinationen individueller Charaktere dem Prozess der Naturzüchter darzubieten."

In demselben Sinne äußert sich Weismann auch in seiner späteren Schrift[2]). „Die Durchführung der geschlechtlichen Fortpflanzung in beinahe der gesamten bekannten Organismenwelt eben auf der Notwendigkeit der Erhaltung und steten Neugestaltung der erblichen individuellen Variabilität beruhe. Meiner Ueberzeugung nach hat Amphimixis in ihren beiden Formen, der Konjugation der Einzelligen und der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vielzelligen die Bedeutung einer Variationsquelle, sie liefert eine unerschöpfliche Fülle immer neuer Kombinationen individueller Variationen, wie sie für die Selektionsprozesse unerlässlich ist."

So Weismann. — Der fundamentale Unterschied zwischen Weismann's Auffassung und der meinigen — ganz abgesehen von der verschiedenen Deutung der Amphimixiserscheinung[3]) — dokumentiert sich nun hauptsächlich in folgendem: nämlich in der Auffassung der Bedeutung von Befruchtung und Konjugation. Bei Weismann[4]) dient die Reduzierung des Keimkerns nur als

1) S. 788.

2) Das Keimplasma, S. 541.

3) Differenzierung (meine Auffassung) ist gleichbedeutend mit Entwickelung. Durch Differenzierung werden die früher vereinigten Funktionen auseinander gelegt, und bei den durch erstere (Differenzierung) neu entstandenen verschiedenen Teilen neu ungleichartige Funktionen erzeugt. Variabilität (Weismann) ist nicht unbedingt Entwickelung. Ein Variieren in der Farbe z. B. Ja, sogar Rückbildung gehört doch auch zur Variation.

4) Aus allen hier über Amphimixis citierten Stellen von Weismann ist es leicht zu ersehen, dass nach demselben die Reduzierung des Keimkerns nur als Mittel zum Zweck dient, und nicht die Hauptsache ist. Ich will jedoch hier noch Weismann dieses auch direkt aussprechen lassen: „Wenn nun zum ersten Male geschlechtliche Fortpflanzung (S. 310 Keimplasma) eintrat, so wurde die gleiche Zahl Idanten von den beiden Eltern in einem Kern vereinigt, somit die Idantenzahl verdoppelt und damit zugleich die Gesamtmasse des Keimplasmas. Dies mag für einmal kein Nachteil gewesen sein,

Mittel zum Zweck, um Amphimixis zu ermöglichen. Die Hauptsache ist nur die Vermischung der Geschlechter (Amphimixis). Dieser, nach Weismann, Hauptquell aller Variation, wie ihn die Selektion nötig hat. Wäre Amphimixis auch ohne Reduzierung des Keimkerns möglich, so würde letzteres auch unterbleiben, da diese Reduzierung nur die Vermittlerrolle spielt, Amphimixis möglich zu machen. Der Schwerpunkt liegt eben in der Amphimixis. — Meine Auffassung hingegen lässt die Sache umgekehrt erscheinen. Hiernach liegt der Kernpunkt gerade in der Halbierung oder richtiger in der Spezialisierung. Denn eben durch dieselbe ist, wie bereits mehrmals in dieser Schrift erörtert wurde, das „potentielle" Leben — das bei weitem wichtigste im „Doppelleben" — sehr reduziert worden, und so der Antagonismus zwischen dem potentiellen Gesamtleben und den aktuellen Individuationszellen- oder Organen auf ein Minimum verringert, — also das Hemmnis der Differenzierung beseitigt. Die Amphimixis spielt nunmehr nur die Vermittlerrolle, die Halbierung zu ermöglichen. Denn ohne Amphimixis müsste doch der Keimkern ganz ungeteilt, ganz unspezialisiert bleiben. — Im Mittelpunkt steht eben nur die Spezialisierung[1]). Dass die Weismann'sche Deutung der Amphimixis als Urquell der Variabilität, das Hauptpostulat „der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften" zur Unterstützung dieser Auffassung heranziehen muss, wurde schon früher betont[2]). Nun, das Weismann'sche Postulat „der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften" ist bekanntlich von vielen großen Autoritäten sehr angezweifelt worden und als eine unbewiesene, rein willkürliche Annahme dargestellt worden. Es wankt also das ganze darauf aufgebaute Amphimixisgebäude im Sinne Weismann's. Außerdem, wenn wir auch seiner etwas unwahrscheinlichen Annahme bezüglich „erworbener Eigenschaften" beistimmen sollten, müssten wir — meiner Ueberzeugung nach — die Variationsquelle — mittelst derer die Selektion arbeiten kann — doch irgendwo anders suchen als in der Amphimixis. Wenn wir mit Weismann alle Abänderungen hauptsächlich nur durch Amphimixis entstehen lassen, so müssen dieselben doch ein planloses, unübersehbares Durcheinander bilden und die Selektion eher hindern als fördern.

---

da es sich aber bei jeder folgenden Amphimixis wiederholte, so musste gleichzeitig mit Amphimixis eine Einrichtung getroffen werden, welche das Anwachsen des Keimplasmas ins Ungeheure verhinderte." „Hier (S. 311) konnte also nur die Einführung einer Reduktion dieser Einheiten auf die Hälfte zum Ziel führen, und eine solche sehen wir denn auch thatsächlich eintreten in Gestalt jener schon erwähnten „Reduktionsteilungen."

1) d. h., dass erst die Einführung der Amphimixis in der Organismenwelt es möglich machte, dass das potentielle Leben auf zwei Zellarten (spezifisch männliche und weibliche) verteilt und nicht in einer Zellart enthalten ist.

2) s. S. 386 u. a.

Gesetzt, dass einige Individuen, von denen ein jedes zufällig 100 individuelle Eigenschaften besitzt, sich miteinander kreuzen, so werden nun ihre Nachkommen, im Sinne Weismann's[1]), ein Kompromiss mit 200 individuellen Charakteren darstellen. In der folgenden (dritten) Generation werden es nun schon 400, in der vierten Generation 800, in der fünften 1600, in der sechsten Generation 3200 u. s. w. bis ins Ungeheure sein.

Von den 3200 individuellen Eigenschaften der sechsten Generation, die doch im großen Ganzen mit Selektion nichts zu thun haben und durch dieselbe nicht hervorgerufen worden sind (ihr Vorhandensein ist ja nach Weismann hauptsächlich nur der Amphimixis zuzuschreiben), können es doch hochgeschätzt nur 5—10 individuelle Eigenschaften sein, welche sich zufälligerweise für die Selektion brauchbar erweisen. Die übrigen 3190 Charaktere sind jedenfalls für sie unbrauchbar. Dass es in der Natur eine Oekonomie und ein Sparsamkeitsprinzip giebt, welche darauf gerichtet sind, allen unnützen Ballast zu beseitigen, ist wohl zur Genüge bekannt und bedarf keiner eingehenden Besprechung. Diesen ungeheuren Ballast von überflüssigen Charakteren (3190) muss nun die Selektion beseitigen und zwar so schnell als möglich, denn wenn diese Charaktere noch bis zur folgenden (siebenten) Generation erhalten bleiben, würde letztere unserer Berechnung nach 6380 individuelle Charaktere haben müssen u. s. w. und die Selektion hätte auf diese Weise eine noch ungeheuerere Leistung zu überwältigen. Es ist sehr merkwürdig, dass ein so scharfsinniger, logischer Denker wie Weismann, nicht schon gleich beim Aufstellen seiner Amphimixistheorie mit dieser so klar auf der Hand liegenden, einfachen Erwägung gerechnet hat (s. nachschr. Anmerkg. S. 508).

Es leuchtet uns dagegen klar ein, dass die Amphimixis nicht der Hauptvariationsborn sein kann. Dieser muss mit der Selektion Hand in Hand gehen. Die Variationsquelle darf der Selektion kein wirres Durcheinander von Charakteren darbringen, sondern dieselben in zu gebrauchender und gewünschter Form. Dass bei der Annahme einer Vererbung von erworbenen Eigenschaften — d. h. wenn wir die Wirkungen der äußeren Einflüsse, wie Uebung u. s. w. für die Vererbung zugeben — die neuen Charaktere in solcher „gewünschten" Form der Selektion dargeboten werden, wird nach einiger Ueberlegung jeder zugeben müssen. Im übrigen will ich hier darauf nicht näher eingehen und komme vielleicht ein anderes Mal darauf zurück. Ich begnüge mich vorläufig damit, bewiesen zu haben, dass die Weismann'sche Deutung der Amphimixis in dieser Fassung den höchsten Grad der Unwahrscheinlichkeit für sich hat.

1) s. oben S. 500.

Was nun meine Deutung der Amphimixiserscheinung betrifft, so wurde schon (S. 502) hervorgehoben, dass hier der Schwerpunkt in der Spezialisierung des Keimkerns liegt. Durch diese ist der von mir betonte Antagonismus zwischen dem „potentiellen“ Gesamtleben und der aktuellen Individuation bedeutend verkleinert und so die Differenzierung ermöglicht worden. Seite 502 u. a. Stellen habe ich dieses ausführlich besprochen und glaube, es auch dort bewiesen zu haben. Doch sei es mir gestattet, noch folgende, nicht ganz belanglose Bemerkung über diesen Antagonismus einzuschalten. Wenn wir das Wesen desselben voll und ganz begreifen, werden wir auch eine befriedigende Erklärung geben können auf die Fragen: 1. Warum beim Wegfall der Selektion ein äußerst kompliziertes Organ viel schneller degeneriert als ein weniger kompliziertes? So scheint z. B., nach Darwin, das Hirn der Kaninchen und Enten im domestizierten Zustande in verschiedenen Fällen um die Hälfte abgenommen zu haben. 2. Warum erfährt beim Ausfall der Auslese die Kompliziität eines Organes eine schnellere Rückbildung als die Größe? — So ist es z. B. bekannt, dass die Augen der Krebstiere in finsteren Höhlen ganz verschwanden, während ihre Stiele noch vorhanden sind.

Nun, im Lichte dieses Antagonismus lassen sich diese gewichtigen Fragen ganz einfach beantworten und zwar auf folgende Weise: Der Antagonismus zwischen dem gesamten Doppelleben und den einzelnen spezialisierten Individuationszellpartien wird, je weiter die Differenzierung vor sich geht, immer mehr verschärft, und die Existenzbedingungen der gesteigert differenzierten Teile gestalteten sich dadurch immer unvorteilhafter, mit anderen Worten: je komplizierter ein Organ ist, desto differenzierter — und im Verhältnis zum Gesamtleben des Individuums, nur kleine, nichtige Teile — müssen doch seine Zellpartien oder Arten sein. Dieselben stellen also gerade durch ihre Differenziertheit einen viel kleineren Bruchteil des Gesamtlebens des Individuums dar, als wenn sie undifferenziert wären, und ist es daher auch selbstverständlich, dass sie weniger existenzfähig als letztere (undifferenzierte) sind. Diese Existenzunfähigkeit wächst auch mit der Steigerung der Differenzierung und zwar proportionell.

Es ist nun einleuchtend, dass beim Ausfall der Selektion — diesem allmächtigen Grundpfeiler aller Existenz — ein höher differenziertes Organ schneller degeneriert als ein weniger differenziertes.

Nach dieser kleinen Abschweifung will ich nun nochmals mit einigen Worten die Amphimixis berühren. Ich habe vorher[1]) aus triftigen Gründen die Weismann'sche Auffassung der Amphimixis

1) s. S. 502—503.

als Urquell der Variabilität verneint, bin jedoch weit davon entfernt, behaupten zu wollen, sie verursache überhaupt keine Variabilität. Ich gebe es ohne jeden Vorbehalt zu, dass Amphimixis bis zu einem gewissen Grade die Variabilität unterstützt; und schließe mich[1]) in dieser Hinsicht ganz den Meinungen Darwin's und Nägeli's an. Ersterer[2]) äußert sich hierüber folgendermaßen:

„Die Kreuzung distinkter Formen, welche bereits variabel geworden sind, vermehrt in den Nachkommen die Neigung zu fernerer Variabilität und zwar durch die ungleiche Vermischung der Charaktere der beiden Eltern; durch das Wiederauftreten lange verloren gegangener Charaktere und durch das Erscheinen absolut neuer Charaktere.“

Auch Nägeli's Aeußerung hierüber ist ganz unzweideutig. „[3])In den Ursachen, welche Anlagen von geringerer Stärke (noch im Entstehen oder schon im Verschwinden begriffen) zur Entwickelung veranlassen, gehört namentlich die Kreuzung. Anlagen, die schon längere Zeit latent geblieben sind, kommen überhaupt leichter zur Entfaltung bei der Fortpflanzung durch Befruchtung, wo zwei verschiedene individuelle Idioplasmen, sich vermischend, den Keim bilden als bei ungeschlechtlicher Vermehrung.“ — Dass aber der Grundstein, auf dem die Variabilität ruht, nicht durch die Amphimixis gebildet sein kann, wie Weismann meint, glaube ich aus den oben[4]) angeführten Gründen ganz in Abrede stellen zu müssen.

Nach Erörterung dieser Dinge, welche ja den von mir angeregten Antagonismus so eng berühren, kehre ich zu letzterem speziell zurück und hebe meine (S. 382—86 u. S. 502 u. a.) bewiesene Meinung nochmals hervor, dass dieser Antagonismus nur durch die Spezialisierung des Keimkerns verringert wird und so sich die Differenzierung ermöglichte und füge noch folgendes hinzu: Hier, wie an mehreren anderen Stellen in dieser Schrift habe ich eine besondere Betonung auf die Spezialisierung des Keimkerns gelegt, und ist das Vorhandensein derselben leicht nachweisbar. Wir können das Prinzip der Arbeitsteilung in aufsteigender Reihe bei den beiderlei Zellarten ziemlich genau verfolgen. Auf der untersten Stufe der Einzelligen, wo sich die ersten Anfänge der geschlechtlichen Zeugung zeigen, sind die beiden kopulierenden Zellen einander noch in Form und Größe gleich. Der erste Anfang des Differen-

1) Die folgenden, von mir citierten Stellen von Darwin und Nägeli beweisen, dass schon diese auf die Beziehungen zwischen Amphimixis und Variabilität hingewiesen haben.

2) Darwin, D. Variieren d. Tiere und Pflanzen. II. Bd., a. d. Engl. übersetzt v. Carus 1873.

3) Nägeli, Mechanische, physiologische Theorie der Abstammungslehre, München 1884.

4) s. S. 502—503.

zierungsprozesses giebt sich aber schon darin kund, dass dieselben einander anziehen und miteinander verschmelzen. Auf einer etwas höheren Differenzierungsstufe treten dann kleine Unterschiede in der Größe der beiden kopulierenden Zellen auf; größere weibliche Zellen (Makrosporen) und kleinere männliche Zellen (Mikrosporen). Bei den höheren Tieren aber zeigt sich der Unterschied sehr auffallend. Die männlichen Elemente sind durch das Verlieren von Nichtplasmastoffen kleiner, mobiler geworden, während die weiblichen Elemente hingegen ihre Beweglichkeit verloren haben, indem sie durch Ansammlung von Nahrungsplasma und anderen nichtplasmatischen Stoffen sehr groß wurden. Nun, worauf beruht dieser, besonders bei den höheren Organismen große Unterschied der beiderlei Geschlechtszellarten? — Nach dem heutigen Stande der Forschung unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass die Art der Veränderungen im Zellkörper vom Zellkern ausgeht. Ich führe hier die Meinungen einiger Forscher an, ohne jedoch erstere miteinander zu messen oder Kritik zu üben, da ich die für mich nur notwendige Hervorhebung des Zellkerns in allen diesen sonst sehr voneinander abweichenden Ausführungen als „Schwerpunkt“ vorfinde.

Strasburger[1]) äußert sich darüber wie folgt: „Vom Zellkern aus setzen sich molekulare Erregungen auf das umgebende Cytoplasma fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachstum des Cytoplasmas einen bestimmten, der Species eigenen Charakter geben.“ Haberland[2]) hat bekanntlich die Herrschaft des Kerns über die Zelle enzymatischen Einflüssen des ersteren zugeschrieben: d. h. durch die Ausscheidungen gewisser chemischer Verbindungen, welche die Veränderung der Zellsubstanz in bestimmter Richtung zur Folge haben. [3]) De Vries ist der Ansicht, dass von den die Kernsubstanz zusammensetzenden kleinsten Lebensteilchen oder „Pangene“ Teile in den Zellkörper gelangen und dort die Zellteile und Organe bilden.

Die hier angeführten Autoren sind sich also darin alle einig, dass der Hauptfaktor für die Bestimmung der Zellkörperform der Kern ist.

Wenn wir diesen Gedankengang weiter verfolgen, so folgert sich daraus, dass jede Zellart eine bestimmte, dieser Zellart entsprechende Ausprägung des Zellkerns besitzt: Eine Muskelzelle hat einen spezifischen „Muskelkern“, eine Nervenzelle einen spezifischen „Nervenkern“. Ebenso werden wir mit Notwendigkeit sagen müssen:

---

1) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang b. d. Phanerogamen, 1884, p. 12.

2) Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns, 1887.

3) De Vries, Intercellulare Pangenesis, Jena 1889.

Das Ei hat einen spezifisch „ovogenen“ Kern; das Sperma einen „Spermakern“.

Wenn dem so ist, was für Folgerungen können wir daraus nun für die Befruchtungen ziehen? — sicherlich diese: Obgleich wir nach den bekannten Reifeerscheinungen der Geschlechtszellen das Postulat aufstellen dürfen: die normale natürliche Befruchtung ist von der Vereinigung zweier Kerne abhängig, so giebt es doch noch ein anderes Moment, das bei der Befruchtung eine nicht gering zu schätzende Rolle spielt. Dieses Moment ist die bei der Kopulation stattfindende Vereinigung von zwei Kernarten: Einem spezifisch männlichen (s. oben) und einem weiblichen Kern. Konjugation wie Befruchtung (besonders letztere) haben also auch einen qualitativen Charakter[1]). In welcher Beleuchtung werden uns nun die Keimprodukte eines geschlechtlich differenzierten Tieres und die eines Hermaphroditen erscheinen? Werden wir beide als gleichwertig ansehen, oder einem vor dem andern einen höheren Wert zuerkennen müssen?!

Nach dem in den letzten Seiten gegebenen Erläuterungen werden wir diese Frage dahin beantworten müssen: Die Keimprodukte eines Hermaphroditen stehen in bei weitem höheren Werte, da dieselben in ihrer Gesamtheit — die zum Aufbau eines Individuums nötigen zweiartigen Geschlechtsstoffe (spezifisch männliche und weibliche), d. h. also ein Gesamtindividuumsprodukt enthalten, während die Keimprodukte eines geschlechtlich differenzierten Tieres doch nur ein relativ „Halbindividuumsprodukt“ darbieten.

Ist dieses nun zugegeben, so wird sich daraus auch zwingend folgern lassen — nachdem in dieser Schrift auf das Ueberzeugendste klar zu legen gesucht wurde, dass die Differenzierung erst durch die Spezialisierung des Keimkerns ermöglicht wurde —, dass in den beiderlei Geschlechtsstoffen eines Hermaphroditen der Differenzierung ein schwer zu überwindendes Hemmnis erwachsen ist.

1) Dass eine Embryogenese auch ohne den qualitativen Charakter (Parthenogenese) vorkommt, ist absolut keine Einwendung, 1. machen sich bei den parthenogenetischen Generationen sicherlich noch die Folgen der bei ihren Vorfahren stattgefundenen, befruchtenden Fortpflanzung geltend, 2. sehen wir, dass die Natur darauf ausgeht, die Parthenogenesis eher zu unterdrücken als zu fördern; die Parthenogenesis ist, trotzdem sie im Grunde genommen eine ganz einfache Einrichtung ist, doch bekanntlich nur bei wenigen Gruppen des Tierreiches vorzufinden. Die Natur unterdrückt eben nach Möglichkeit die parthenogenetische Fortpflanzungsform, weil bei derselben nur der quantitative Charakter der geschlechtlichen Fortpflanzung hauptsächlich hervortritt, währenddem die Natur bestrebt ist, beide (quantitative und qualitative) Charaktere zur Geltung zu bringen, 3. unterbleibt bekanntlich bei der Parthenogenesis in der Regel die Bildung der zweiten Polzelle. Die parthenogenetische Eizelle ist also eine ganz andere Geschlechtszelle als die beiden (männliche und weibliche) differenzierten, reifen Geschlechtszellen. Ein parthenogenetisches Ei ist sozusagen eine dritte Geschlechtszellart. S. auch Anmerkg. 4 S. 382.

Durch die Spezialisierung des Keimkerns ist das Wesentlichste des „Doppellebens", das potentielle Leben, auf ein Kleines reduziert worden und so auch dem Antagonismus zwischen letzterem und den Individuationszellen- oder Organteilen seine Spitze abgebrochen [1]). — Beim hermaphroditen Tiere hingegen ist sein „potentielles Leben, gerade eben durch seinen Hermaphroditismus, sehr bedeutend geworden, der Antagonismus hat sich nun sehr verschärft, und infolgedessen muss auch die Individuation oder die Differenzierung auf einer niederen Stufe stehen bleiben.

S. 384 wurde schon darauf hingewiesen, dass wir die spezialisierte Keimzelle keineswegs als einem halben Leben (potentiellen) vollwertig anzusehen haben. Wenn wir z. B. für das ganze (d. h. wenn die Keimzelle nicht spezialisiert wäre) potentielle Leben 80 % annehmen (das gesamte aktuelle wie potentielle [Keimzelle nicht spezialisiert] Leben = 100 %), so wird das halbe potentielle Leben (spezialisiierte Keimzelle) nicht etwa die Hälfte = 40 % betragen, sondern viel weniger, denn wenn der Wert eines ganzen Gegenstandes = 100 ist, so hat doch die Hälfte desselben nicht den Wert von 50.

Nehmen wir nun an (schematisch), der Wert der spezialisierten Keimzellen eines Getrenntgeschlechtlichen sei = 10 %, so müssten doch die beiderlei Keimzellen eines Hermaphroditen den Wert von 20 % haben. Es ist nun klar, dass der hier mehrfach erwähnte, die Differenzierung hemmende Antagonismus bei einem zwittrigen Tiere viel größer ist als bei einem Nichtzwitter; und glaube ich nun, nach allem Gesagten mit Sicherheit den Satz aussprechen zu können, dessen Gedankengang sich wie ein roter Faden durch diese Arbeit zieht:

Hermaphroditismus muss Rückbildung zur Folge haben.

Nachschriftliche Anmerkung zu S. 503. Bei der sehr spärlichen Besetzung der biologischen Litteratur in der hiesigen Bibliothek waren mir die neueren Werke Weismann's bis jetzt unzugänglich. Erst nachdem diese Schrift schon im Manuskript fertig war, hatte ich Gelegenheit, in das neueste Werk Weismann's, „Vorträge über Descendenztheorie", Einsicht zu nehmen, und fand ich darin seine bis dahin scheinbar so festwurzelnde Ansicht über Amphimixis (s. die von mir S. 500—501 citierten Stellen aus „Aufsätze" und „Keimplasma") sehr bedeutend modifiziert. Danach liegt die Bedeutung der Amphimixis nicht mehr

1) Das Gesamtleben des Individuums ist durch die „Spezialisierung" sehr verkleinert worden, so also, dass die körperliche Individuationszelle einen größeren Bruchteil des ersteren ausmacht und somit lebenskräftiger und fähiger geworden ist (s. auch S. 384 u. a.).

darin, sie als Hauptquell der Variation anzusehen, sondern[1]) „in der Notwendigkeit der Coadaptation, darin also, dass es sich bei fast allen Anpassungen nicht um die Veränderung einzelner Determinanten handelt, sondern um die zusammenpassende Veränderung vieler, oft überaus zahlreicher Determinanten, um „harmonische Anpassung", wie wir früher schon sagten. Eine solche vielseitige Anpassung scheint mir unmöglich ohne immer wieder erneute Sichtung und Neumischung der Keimplasmen, und diese kann allein durch Amphimixis bewirkt werden."

„[2])Amphimixis hat heute in der gesamten Organismenwelt von den Einzelligen bis zu den höchsten Pflanzen und Tieren hinauf die Bedeutung einer Erhöhung der Anpassungsfähigkeit der Organismen an ihre Lebensbedingungen, indem erst durch sie die gleichzeitige harmonische Anpassung vieler Teile möglich wird." „Diese indirekte Wirkung der Amphimixis auf die Erhaltungs- und Umbildungsfähigkeit der Lebensformen ist der Hauptgrund ihrer allgemeinen Einführung und Beibehaltung durch das ganze bekannte Organismenreich von den Einzelligen aufwärts."

Die Erklärung zu dem eben Gesagten giebt Weismann selbst in folgendem: „[3])Welcher direkte Einfluss," frägt Weismann, „auf das Keimplasma wäre wohl im stande, die Hinterbeine eines Säugers lang und stark, zugleich aber die Vorderbeine desselben kurz und schwach zu machen[4])?, offenbar weder stärkere noch schwächere Ernährung, weder höhere noch niedere Temperatur — kurz kein direkter Einfluss, weil jeder das ganze Keimplasma trifft, also unmöglich zwei homologe Determinantengruppen in entgegengesetzter Weise beeinflussen kann.

Dies wird, so scheint mir, nur dadurch möglich, dass die günstigen zufälligen Keimvariationen der Hinterbein- und der Vorderbeindeterminanten durch Amphimixis in ein Individuum zusammengetragen werden." Und diese drastische Erläuterung und Antwort giebt Weismann auf die Frage: „[5])Wie sollen wir es verstehen, dass die Einrichtung der Amphimixis durch nahezu das ganze bekannte Gebiet des Lebens verbreitet ist?, von sehr einfachen Organismen an bis zu den höchsten hinauf, bei Einzelligen und Vielzelligen, bei Pflanzen und Tieren?"

Die Amphimixis, von deren höchster Bedeutung Weismann selbst so sehr überzeugt ist, sollte also hauptsächlich auf solche

1) Vorträge über Descendenztheorie, S. 221, Bd. II.
2) S. 297. Vorträge über Descendenztheorie. Bd. II.
3) S. 221, Bd. II.
4) So haben sich z. B. beim Känguruh die Hinterbeine zu unverhältnismäßiger Größe entwickelt, die Vorderbeine dagegen zu winzigen Greifpfoten rückgebildet.
5) S. 217, Bd. II.

Zufälligkeiten berechnet sein, die vielleicht einmal in 1000 Jahren vorkommen?! — Was nun mich betrifft, so lautet meine Antwort auf diese Frage ganz einfach: Die Notwendigkeit der Durchführung der Amphimixis in fast dem gesamten Reiche des Lebens beruht darauf, dass dadurch die für die Differenzierung unbedingt notwendige Spezialisierung des Keimkerns möglich wurde. „Differenzierung ist erst durch Spezialisierung des Keimkerns möglich geworden und ohne Amphimixis wäre Spezialisierung unmöglich (s. S. 502 u. a. m.). Die Notwendigkeit der Amphimixis ist also klar.

Wilhelm Leche. Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe.

Zweiter Teil: Phylogenie, Erstes Heft: Die Familie der *Erinaceidae*.
(Zoologica, Heft 37.)

Der Verfasser hat sich die Aufgabe gestellt, an einem Beispiele zu prüfen, wie weit man zur Erkenntnis des stammesgeschichtlichen Zusammenhanges vordringen kann mit dem Zahnsystem als Ausgangspunkt und durch alleinige Benutzung des derzeitig vorliegenden Materials von vergleichend-anatomischen, embryologischen, paläontologischen, zoographischen und zoogeographischen Thatsachen, sowie durch vergleichende Abwägung und Kombination dieser Thatsachen, ohne die Zuflucht zu hypothetischen „Ur“-Formen zu nehmen.

Den wesentlichsten Mangel der Phylogenie im großen Stile sieht er darin, dass sie mit Abstraktionen, nicht mit dem in der Natur selbst gegebenen arbeitet.

Jetzt, da von verschiedenen Seiten Stimmen laut werden, welche die Descendenz oder wenigstens die Möglichkeit, eine Descendenz nachzuweisen, in Frage stellen oder verneinen, scheint es dem Verfasser ganz besonders geboten, an geeigneten Beispielen zu zeigen, dass die Annahme eines genealogischen Zusammenhanges der Lebewesen, also die Annahme der Herkunft einer Form von einer anderen, die einzige ist, welche mit Thatsachen und Logik übereinstimmt. Aber eine solche Beweisführung muss, wie er schon vor Jahren hervorhob, an dem ansetzen, was die Natur selbst unmittelbar giebt. Die einzigen Realitäten der organischen Natur aber sind die Individuen, die Einzelformen. An diesen arbeiten und modelt die Natur, nicht an unseren Typen, Klassen, Ordnungen etc.

Da nun die experimentelle Untersuchungsmethode nur in seltenen Ausnahmefällen für Fragen der Descendenz in Anwendung kommen kann — in diesem Zusammenhang wendet sich der Verf. gegen Driesch's Auffassung — so giebt es kein anderes Mittel, das Experiment zu ersetzen, als die systematische Untersuchung der Formenwandlungen, wie sie bei Individuen auftreten, betreffs

deren genetischen Zusammenhanges kein Zweifel bestehen kann, resp. von deren realer Verwandtschaft wir uns Gewissheit verschafft haben. Eine solche Individuengruppe fällt wohl im allgemeinen mit dem zusammen, was gemeinhin als „Art" aufgefasst wird. In den individuellen Formenwandlungen aber, in den individuellen Variationen, offenbart sich die Geschichte der genetisch zusammenhängenden Individuengruppe, der Art. Durch derartige methodische Untersuchung möglichst vieler, einander nahestehender „Arten" gewinnen wir Anhaltspunkte für die Beurteilung der Modifikationen von Art zu Art, um allmählich immer höhere Kategorien, immer weitere Formenkreise in den Bereich unserer genealogischen Forschung zu ziehen. Die hierbei anzuwendende historische Methode forderte aber unbedingt, dass das fragliche Objekt, soweit möglich, in allen Instanzen der Biologie: vergleichender Anatomie, Paläontologie, Zoographie und Oekologie (vornehmlich Zoogeographie) geprüft wird.

Bei Tieren von so komplizierter Organisation, wie es die Wirbeltiere sind, wird man sich selbstredend bezüglich der Bearbeitung der individuellen Variationen auf ein oder einige Organsysteme beschränken müssen, und wenn der Verf. das Zahnsystem zum Ausgangspunkt der genealogischen Untersuchung einer Säugetiergruppe wählt, so betrachtet er dies nicht nur motiviert, sondern geradezu geboten durch den Umstand, dass sich auf dieses Organsystem in ausgiebigerer Weise als auf irgend ein anderes die drei Instanzen der historischen Methode: vergleichende Anatomie, Embryologie und Paläontologie anwenden lassen. Das Gebiss ist nämlich, wie der Verf. bereits früher hervorgehoben hat, das einzige Organsystem der Wirbeltiere, an dem es möglich ist, die Ontogenese, wie sie sich im sogenannten Milchgebiss offenbart, und die wirkliche historische Phylogenese (d. h. Stammesgeschichte, gestützt auf paläontologische, nicht bloß vergleichend-anatomische Befunde) direkt miteinander zu vergleichen. Mit anderen Worten: wir sind im stande, die individuell frühere Entwickelungsstufe (d. h. das Milchgebiss) mit der historisch früheren (fossile Formen) direkt zu vergleichen, ganz abgesehen davon, dass selbst bei fossilen Tieren nicht selten das Milchgebiss der Untersuchung zugänglich ist. Wir haben somit im Zahnsystem einen vorzüglichen Prüfstein für die Tragweite des biogenetischen Satzes.

Es versteht sich von selbst, dass unter Anwendung der im obigen dargelegten genealogischen Arbeitsprinzipien der zweite Teil der „Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere" sich zu etwas mehr gestalten muss, als einer bloßen Darlegung der Phylogenese des Zahnsystems. Der vorliegende Anfang dieses Teiles enthält somit auch nur die Bearbeitung einer einzigen Tierfamilie, der *Erinaceidae*.

Es gilt also, die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Erinaceiden zu erforschen, dagegen hat sich der Verf. jedes Versuches enthalten, über die Herkunft dieser Familie (resp. ihres Zahnsystems) oder über ihre genealogischen Beziehungen zu anderen

Insektivoren eine Meinung zu äußern. Solche Versuche würden nämlich zur Zeit nur in Hypothesen ausmünden; Grundlagen für eine wissenschaftlich befriedigende Lösung dieser Fragen müssen erst durch die von gleichen Gesichtspunkten geleiteten Untersuchungen auch anderer Tierfamilien, zunächst aus der Ordnung der Insektivoren, geschaffen werden. Solche Grundlagen zu schaffen, wird die Aufgabe der folgenden Abschnitte dieser Arbeit sein. Der zweite Band wird sich also zu einer Serie von Untersuchungen gestalten, welche zwar in ihren materiellen Grundlagen voneinander unabhängig sind, von denen aber jede nachfolgende die vorhergehende voraussetzt, indem die in der vorhergehenden Untersuchung gewonnenen Erfahrungen und Resultate mit den neu erworbenen Ergebnissen verbunden werden. Mit jeder neu untersuchten Tiergruppe erweitern und vertiefen sich also die Resultate, es gelangen immer höhere und höhere Kategorien zur genealogischen Beurteilung.

Solchen gegenüber, denen das schließliche Resultat der vorliegenden Arbeit: die Ermittelung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb einer einzigen Tiergruppe etwas dürftig erscheint, betont der Verf., dass es vorderhand nicht das Ziel der phylogenetischen Forschung sein darf, von allen möglichen Tierformen — selbst wenn dies ausführbar wäre — Genealogien festzustellen und eine vollständige Ahnengalerie des Tierreichs zu errichten. Bedeutungsvoller ist es zunächst jedenfalls, Einsicht in die allgemeinen Umwandlungsgesetze, welche alle Descendenz regeln, und in ihre Wirkungen auf das Entstehen der Tierformen zu erlangen. Und diese Einsicht kann uns, wo das Experiment nicht anwendbar ist oder versagt, nur die mit Hilfe aller historisch-biologischen Instanzen ausgeführte Untersuchung e i n z e l n e r g e e i g n e t e r Tiergruppen gewähren.

Nachdem der Verf. die leitenden Gedanken seiner Untersuchung dargelegt, giebt er zunächst eine Darstellung des Thatsachenmaterials, welches das Zahnsystem bei den Erinaceiden darbietet, woran sich eine Besprechung der historischen Entwickelung einzelner Zähne anschließt. Als ein Beispiel, wie der Verf. sein Programm, welches seinen Ausgangspunkt von den individuellen Variationen des Gebisses nimmt und die hierbei gewonnenen Ergebnisse durch die Thatsachen der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie prüft und erweitert, in einzelnen Fällen durchführt, mag folgendes dienen:

I n d i v i d u e l l e V a r i a t i o n: der obere Eckzahn stellt bei verschiedenen Individuen der Art *Erinaceus europaeus* eine Formenreihe dar, deren einer Endpunkt ein mehr indifferentes Prämolarenstadium mit zwei Wurzeln, deren anderer ein typisch ausgebildeter „Eckzahn" mit einer Wurzel ist.

V e r g l e i c h e n d e A n a t o m i e: alle ihrer Gesamtorganisation nach am wenigsten differenzierten *Erinaceus*-Arten zeichnen sich durch einen prämolarenartigen, zweiwurzeligen oberen Eckzahn aus; auch bei den *Gymnurini*, welche älter und nachweislich ursprüng-

licher als die *Erinaceini* sind, hat der Zahn zwei Wurzeln und z. T. auch eine prämolarenartige Krone.

Paläontologie: bei allen bisher bekannten fossilen *Erinaceini* hat der obere Eckzahn zwei Wurzeln (Krone nicht bekannt).

Schlusssatz: der obere Eckzahn der *Erinaceidae* hatte ursprünglich zwei getrennte Wurzeln und eine prämolarenartige Krone; hieraus hat sich der „eckzahn"-artige Typus, wie er bei einigen der modernen Arten vorkommt, entwickelt.

Von den Resultaten dieser Abschnitte greifen wir hier folgende heraus:

Innerhalb der Familie der *Erinaceidae* vollzieht sich im Gebiss ein Differenzierungsvorgang, welcher darin besteht, dass die vorderen Schneidezähne eine höhere Ausbildung erlangen, während in demselben Maße die mittleren Ante-Molaren physiologisch entlastet und morphologisch reduziert werden. Durch diesen Prozess ist (unter Vermittelung von *Hylomys*) aus dem Gebiss der *Gymnurini* das der *Erinaceini* entstanden.

Infolge von (teilweise mit Differenzierung kombinierter) Rückbildung gewisser Zähne des Ersatzgebisses sind auch die entsprechenden Milchzähne rückgebildet resp. verschwunden. Bei *Erinaceus* ist die Rückbildung resp. der Verlust einiger Zähne jedoch nicht hierauf zurückzuführen, sondern als ein von den *Gymnurini* ererbten Zustand aufzufassen.

Das Zahnsystem von *Necrogymnurus*, einem der ältesten bekannten Erinaceiden, erfüllt alle Ansprüche, welche man an die Stammform der übrigen heute bekannten Glieder der Familie stellen kann.

Von *Necrogymnurus* aus haben sich die Gebisse der *Erinaceidae* nach zwei verschiedenen Richtungen hin entwickelt. Die eine Richtung ist von *Galerix*, *Lanthanotherium* und *Gymnura*, die andere von *Hylomys* und *Erinaceini* eingeschlagen worden.

Galerix, welcher bisher allgemein zu den *Menotyphla* (*Tupaiidae* und *Macroscelididae*) gerechnet wurde, aber seiner ganzen Organisation nach ein typischer *Gymnurine* ist, schließt sich in seinem Gebiss *Necrogymnurus* zunächst an und nimmt eine Stellung zwischen diesem und *Gymnura* ein.

In dem Milchgebiss von *Gymnura* haben sich Zeugnisse dafür erhalten, dass das Ante-Molarengebiss dieses Tieres einst mit dem des *Necrogymnurus* näher übereinstimmte als heutzutage.

Das *Hylomys*-Gebiss hat sich aus dem des *Necrogymnurus* durch einen Vorgang entwickelt, welcher bei den *Erinaceini* kulminiert.

Das Vorkommen von zwei Wurzeln bei $\underline{C}$ ist für die *Erinaceidae* das primäre und von einem Prämolarenstadium abgeleitet, was auch der Fall bei *Gymnura* ist, welche eine hohe, schlanke, somit typische Eckzahnkrone mit Zweiwurzeligkeit verbindet. Innerhalb der Art *Erinaceus europaeus* vollzieht sich in diesem Zahne ein Differenzierungsprozess, dessen einzelne Etappen wir in der individuellen Variation wiederfinden: von einem Zahn mit Prämolarenkrone und zwei Wurzeln zu einem solchen mit wirk-

licher Eckzahnkrone und einer oder (wie bei *Gymnura*) mit zwei Wurzeln; einzelne Individuen anderer Arten können sich diesem Differenzierungsgrade nähern, ohne ihn völlig zu erreichen.

Bei $\overline{P4}$ ist der phylogenetische Verlauf besonders klar: er besteht in einem allmählichen progressiven Entwickelungsgange, welcher bei *Necrogymnurus* beginnt und bei *Erinaceus europaeus* kulminiert, und zwar manifestiert sich diese Entwickelung vorzugsweise in der allmählichen Ausbildung des Innenhöckers und der vorderen Basalspitze, welche Bestandteile innerhalb der Familie erworben sind.

In dem nächsten Abschnitte werden die stammesgeschichtliche Bedeutung des Milchgebisses sowie einige Fragen von allgemeiner Tragweite betreffs des Zahnsystems behandelt. Es wird nachgewiesen, dass das Milchgebiss eine historisch frühere Phase als das Ersatzgebiss darstellt, denn manche Milchzähne haben ein ursprünglicheres Gepräge bewahrt als die entsprechenden Ersatzzähne. Bei den Umwandlungen des Zahnes ändern Krone und Wurzel nicht in gleichem Tempo ab. Die Krone eilt im progressiven Differenzierungsprozesse der Wurzel voraus.

Von maßgebender Seite ist der Standpunkt vertreten worden, dass die Zahl der Zähne und der Skelettteile bei den Säugetieren zwar abnehmen, aber niemals zunehmen kann. Es ist dies offenbar nur ein Spezialfall der sehr allgemeinen Ansicht, dass die Vergrößerung eines Organteiles immer von der Rückbildung resp. dem Untergang anderer begleitet sein muss, dass also wenigstens bei höheren Tieren eine Entwickelung der Qualität nur auf Kosten der Quantität möglich ist. Diese Auffassung hat sich selbst jenseits der Grenzen der eigentlichen Morphologie verbreitet.

Gegen diese Auffassung behauptet der Verf., dass das Zahnsystem der Säugetiere sich rein progressiv differenzieren kann und zwar sowohl durch Erwerbung neuer Bestandteile der Krone und der Wurzel, als auch durch Entstehen neuer Zahnindividuen.

In den folgenden Kapiteln werden Skelett, Muskulatur, Integument, Verdauungs- und Atmungsorgane, Gehirn und Genitalorgane vergleichend untersucht.

Das Resultat, zu welchem die Untersuchung des Zahnsystems hinsichtlich der genealogischen Beziehungen der verschiedenen Erinaceiden geführt hat, ist durch diese Durchmusterung der Gesamtorganisation befestigt und erweitert worden. So hat die Untersuchung an *Hylomys* festgestellt, dass derselbe der ursprünglichste, am wenigsten differenzierte unter den lebenden *Erinaceidae* ist und gleichzeitig die Kluft zwischen *Gymnura* und *Erinaceus* ausfüllt. Die alttertiäre *Erinaceini* haben viele Organisationszüge der *Gymnurini* bewahrt, welche bei den lebenden *Erinaceus*-Arten verschwunden sind.

In Bezug auf das Kapitel über die Verwandtschaftsverhaltnisse der *Erinaceidae* muss auf das Original verwiesen werden. Wir erwähnen hier nur folgende.

Der älteste Repräsentant der *Erinaceidae* ist *Necrogymnurus*,

welcher in dem Obereocän des Quercy, von Hordwell (England), Headon Aill (Insel Wight) und Egerkingen (Schweiz) gefunden ist. Die Analyse des Schädels bestätigt vollkommen das Resultat, zu welchem die vergleichende Untersuchung des Zahnsystems geführt hat: *Necrogymnurus* bildet die Ausgangsform für die übrigen *Gymnurini* und *Erinaceini*.

Durch die Verlängerung des Gesichtsschädels entfernt sich *Galerix* von *Necrogymnurus* und schließt sich *Gymnura* an — in diesem Punkte bethätigt sich auch das Resultat der Untersuchung des Zahnsystems.

Die heute lebenden *Erinaceus*-Arten bilden 4 (resp. 5) nicht durch Zwischenglieder miteinander verbundene Stämme, deren Mitglieder (Arten oder Varietäten), wie die morphologischen Thatsachen, kombiniert mit den zoogeographischen, lehren, durch topographische (geographische) Isolation entstanden sind.

Die 17 lebenden *Erinaceus*-Arten stammen von 4 (5) Formen ab. Jedenfalls weichen solche Arten wie *jerdoni* und *collaris* nur durch ganz untergeordnete Charaktere von der betreffenden Stammform ab. Innerhalb verschiedener Stämme können Parallelformen, gleichartige Produkte, durch gleichartige Ursachen hervorgerufen, auftreten. Das sind somit Konvergenzbildungen, die nicht unmittelbar miteinander verwandt zu sein brauchen. Die höchste Ausbildung erlangt die Gattung *Erinaceus* nach zwei verschiedenen Richtungen hin in *deserti* und *europaeus*, welcher letztere sich am weitesten vom Ausgangspunkte entfernt hat.

Gymnurini und *Erinaceini* schließen einander in ihrer heutigen Verbreitung in der orientalischen Region aus: erstere bewohnen nur die malaische und birmanische, letztere nur die indische Subregion — im Gegensatz zu dem Verhalten während der Eocänzeit, wo sie (*Necrogymnurus* und *Paläeorinaceus*) dasselbe Gebiet bewohnten.

Die Differenzierung innerhalb der *Erinacciden*-Familie nimmt in einem nördlich vom Aequator gelegenen Ländergürtel von Osten nach Westen stufenweise zu. G. G—g. [46]

Die Baukünste deutscher Limenitisraupen.

Von Viktor Bauer, Freiburg i/B.

Angeregt durch die interessanten Untersuchungen G. W. Müller's an brasilianischen Nymphalidenraupen (Wilh. Müller — Südamerikanische Nymphalidenraupen, Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden — Zool. Jahrb. 1886) habe ich Raupen von *Limenitis sibylla* L. und *populi* L. bei ihrer Art zu fressen beobachtet und bin dabei zu folgenden Ergebnissen gelangt:

1. *Limenitis sibylla* L. Die Eier werden meist einzeln auf der Unterseite der Blätter von *Lonicera xylosteum* abgelegt, und zwar gewöhnlich, aber nicht immer, am Rande des Blattes und der

Blattspitze genähert. Sofort nach dem Ausschlüpfen sucht die junge Raupe den Rand des Blattes und an diesem entlang kriechend die Spitze auf. Dort verharrt sie und beginnt mit Eintritt der Dunkelheit zu fressen, indem sie in geringen Abständen wiederholt vom Rande gegen die Mittelrippe einschneidet, und zwar abwechselnd von beiden Seiten des Blattes. Die Kotballen bleiben in derselben Weise, wie es G. W. Müller für alle beobachteten Arten der Gattung *Ageronia*, *Myscelia orsis* und *Temenis agatha* nachgewiesen hat, zwischen den Borsten hängen. Ob die Primärborsten besondere Einrichtungen besitzen, welche das Hängenbleiben der Kotballen erleichtern, habe ich nicht untersucht. Es wäre denkbar, dass sie mit Drüsenzellen in Verbindung stehen und dadurch klebrig sind. Im übrigen besitzen sie die typische Anordnung (vergl. W. Müller l. c. p. 1 und Taf. I). Sie sind klein, gerade, keulenförmig mit einseitig verdicktem Ende, glashell. Von den Borsten werden die Kotballen mit den Kiefern weggenommen und an die Spitze der Mittelrippe mit Gespinnstfäden befestigt. Das angebaute Stück und das Ende der Rippe werden dann zusammen noch mehrmals übersponnen und so eine bis 5 mm lange Stange erzeugt. Im allgemeinen kann es als Regel gelten, dass die Raupen die Mittelrippe verlängern, wenigstens scheint dies stets der Fall zu sein, wenn nur ein Ei auf die Unterseite des Blattes abgelegt wurde. Andernfalls verlängert ein Tier die Mittelrippe, die anderen suchen stärkere Seitenrippen auf. Die gewählte Rippe wird nun ein Stück weit kahl gefressen. Es geschieht dies dadurch, dass die Blattstreifen, wie sie bei dem alternierenden Einschneiden vom Rande her stehen bleiben, abgenagt werden. Diese abgenagten Streifen werden zu einem unregelmäßigen Haufen zusammengesponnen und am Grunde der kahlen Rippe angehängt. Da sich diese Häufchen stets nur am Grunde der abgenagten Rippe finden, muss die Raupe sie wohl im Verlauf des weiteren Fressens gegen den Blattstiel zu mitnehmen oder, was wahrscheinlicher ist, stets abschneiden und durch neue ersetzen. Im zweiten Stadium behalten die Raupen die geschilderte Gewohnheit bei, nur werden die Kotballen, die im ersten Stadium den Rücken der Räupchen bedeckten, nach der Häutung nicht mehr zwischen den Borsten mit herumgetragen, sondern müssen direkt nach dem Austreten verwendet werden. Im dritten Stadium überwintert die Raupe und baut dazu das bekannte tütenartige Gehäuse. Nach der Ueberwinterung hat sie ihre Kunstfertigkeit ganz verlernt, sie frisst dann nur halbkreisförmige Stücke aus den Seiten des Blattes. Die Abkühlung und damit verbundene Ruhezeit sind also auslösende Reize für einen Instinktwechsel. Dass wirklich diese äußeren Momente ausschlaggebend sind und nicht das Alter des Tieres, scheint mir folgende interessante Beobachtung darzuthun: Ich fand ein Indi-

viduum, welches, wie das ja auch bei anderen Arten mehrfach beobachtet wurde (vergl. Standfuß, Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge, 1896, p. 184), ohne Ueberwinterung bereits im Herbst zur Entwickelung kam[1]). Dieses Individuum behielt die Gewohnheit, die Mittelrippe zu verlängern und Blattstückchen anzuhängen bis zum Ende des dritten Stadiums bei, im vierten Stadium befestigte es nur noch Blattstückchen, im letzten Stadium endlich fraß es die Mittelrippe mit.

2. *Limenitis populi* L. Die Raupe hängt nur kleine Blattstückchen unregelmäßig am Rande des Blattes an der Basis der kahlgefressenen Mittelrippe an und verbindet sie dort und auch auf dem Blatt mit zahlreichen Kotballen (Fig. 3) zu einem Klumpen. Es ist genau derselbe Vorgang, wie ihn Müller (l. c. p. 133) für *Adelpha* beschreibt. Das verlängern der Rippe geschieht wie bei *sibylla*, nur verlängert *populi* ebenso oft die Mittelrippe wie eine der hier fast ebenso starken Seitenrippen.

Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser komplizierten Instinkte, so muss uns zunächst auffallen, dass sie sich in ganz ähnlicher Ausbildung bei zahlreichen Gattungen der Nymphaliden finden[2]). Sie sind also offenbar sehr alt und wären wohl längst durch Panmixie verloren gegangen, wären sie nicht von großem Wert für die Erhaltung der Art. Ihre Wichtigkeit wird ferner dokumentiert durch ihre präzise Reaktion auf äußere Reize. Man könnte zwar einwerfen, die Winterkälte beeinflusse vielleicht das Nervensystem direkt derart, dass die Bauinstinkte durch den Zustand der Starre gewissermaßen „ausgelöscht“ würden[3]). Ich muss aber daran erinnnern, dass ein Instinktswechsel bereits vor Eintritt der Winterkälte bemerkbar wird, indem die Tiere ihre Ueberwinterungsgehäuse bauen. Eine Regulierung der Instinkte durch klimatische Reize ist jedenfalls nicht zu bezweifeln. Damit ist aber auch ihre Wichtigkeit für die Erhaltung der Art erwiesen und um so interessanter würde es sein, ihre Bedeutung zu kennen.

Vermutlich handelt es sich hier um eines der zahlreichen Schutzmittel gegen tierische Feinde. Die angehängten Blattstückchen dienen sicherlich dazu, die auf der kahlen Mittelrippe sitzenden Räupchen zu verbergen. Ueber die Bedeutung der ange-

---

1) Letzte Häutung 18. August, verpuppt 25. August, geschlüpft (normales Weibchen) 13. September.

2) Zuerst von W. H. Edwards (The butterflies of North America. Boston 1885) bei *Limenitis artemis* und *eros* beschrieben, wurde die Gewohnheit, die Mittelrippe zu verlängern, von Müller (l. c.) für die Gattungen *Gynaecia*, *Ageronia*, *Myscelia*, *Catonephele*, *Eunica*, *Temenis*, *Epiphile*, *Callicore*, *Haematera*, *Catagramma*, *Adelpha*, *Prepona*, *Siderone*, *Anaea*, *Protogonius* festgestellt.

3) Ich denke an die bekannten Versuche mit Narkotisierung von Bienen, die dadurch ihr Gedächtnis verlieren.

hefteten Kotballen kann ich nur eine vage Vermutung aussprechen; vielleicht strömen sie einen abschreckenden Geruch aus.

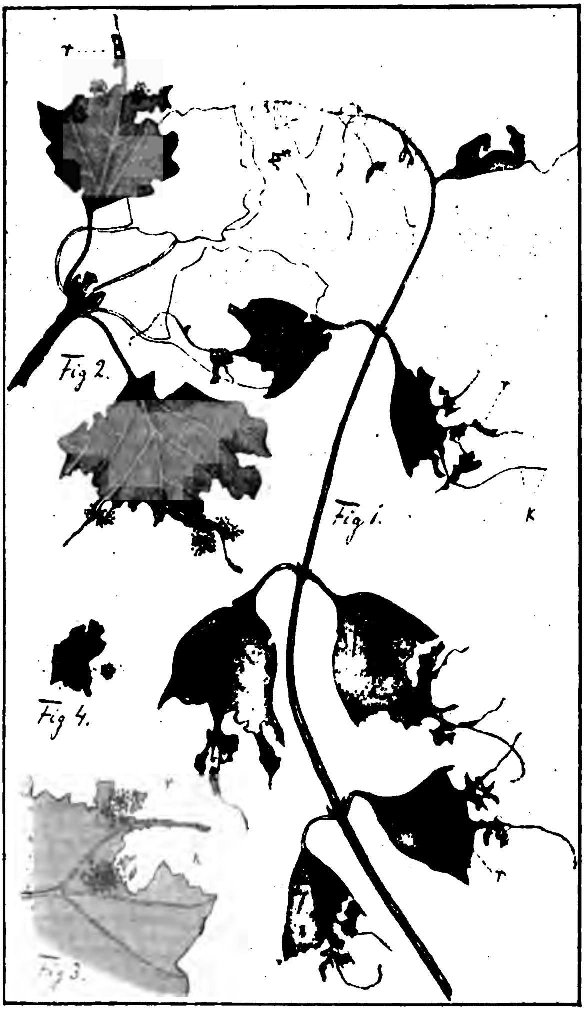


Fig. 1. Besonders stark von *Limenitis sibylla* befallener Zweig von *Lonicera xylosteum* ($^3/_8$ nat. Größe). Fig. 2. Blätter von *Populus tremula* mit Fraß von *Limenitis populi* ($^3/_8$ nat. Größe). Fig. 3. Ein Stück von 2 vergrößert (3 : 2). Fig. 4. Abgenagtes Blattstückchen und Kotballen mit den Gespinnstfäden (12 : 1).
r = Raupe; *k* = angebaute Stange aus Kotballen.

Will man sich dieser Auffassung gegenüber auf den Standpunkt stellen, die beschriebenen Gewohnheiten seien vielleicht bedeutungslos und nur in der Konstitution der Tiere unerlässlich

begründet, so wird damit einem Verständnis der Erscheinungen der Boden entzogen.

Diese kleine Mitteilung soll vor allem den Zweck haben, zu näherer Beobachtung der Lebensgewohnheiten unserer einheimischen Schmetterlinge anzuregen. Sicherlich würde dadurch noch manches wertvolle Material zur Beantwortung allgemeiner Fragen gewonnen werden. [37]

Ueber den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals.

Von Dr. Edward Babák,

Assistent am k. k. physiol. Institut der böhm. Universität in Prag.

(Schluss.)

II.

Meine bisherigen Untersuchungen wurden an Froschlarven ausgeführt.

Die früher verbreitete Meinung, dass die Froschlarven ausschließlich phytophag sind, ist unrichtig; „die Kaulquappen von *Rana esculenta*, *Bombinator igneus*, *Pelobates fuscus*, *Hyla* etc. sind zoophag (12); die mikroskopische Untersuchung des Darminhaltes hat ergeben, dass dieselben sich nähren, indem sie gleich den Regenwürmern ihren Darm ununterbrochen mit Schlammerde füllen und damit Infusorien, Rädertierchen, Daphniden, aber auch Diatomaceen in Menge einschlürfen."

Die Kaulquappen von *Rana temporia* (und *esculenta*), welche ich beobachtet habe, könnte man eher als omnivor bezeichnen. Wird ihnen außer Pflanzenkost Fleisch (von Fröschen, getöteten Kaulquappen u. s. w.) vorgelegt, so fressen sie von beiderlei. Wird in das Aquarium ein frisch enthäuteter Froschschenkel geworfen, so versammeln sich rasch fast alle Larven um denselben, augenscheinlich durch die hervorquellenden Säfte angelockt. Später wird der Froschschenkel wenig besucht; aber um ein faulendes Fleischstück sieht man immer gewaltige Versammlungen: in der Kürze werden die Muskeln verzehrt, dann wird auch der Knorpel abgenagt.

Vor Jahren hat Yung (13, 14) Kaulquappen von *Rana esculenta* (von einem und demselben Frosche) mit verschiedener Nahrung gefüttert, um ihren Einfluss auf die Entwickelung zu studieren. Die Abteilung 1. fütterte er mit *Anacharis* und *Spirogyra*, 2. mit den gallertigen Hüllen der Froscheier, später mit flüssigem Hühnereiereiweiß, 3. mit Hühnereierdotter, 4. mit koaguliertem Hühnereiereiweiß, 5. mit Fischfleisch, 6. mit Rindfleisch. Unter anders gleichen Verhältnissen bei unbeschränkter Nahrungsmenge gestaltete

sich die Entwickelung der verschiedenen Abteilungen ungleich; nach 42 Tagen waren die Kaulquappen der 6. Abteilung (und ihnen am nächsten diejenigen der 5.) mehr als zweimal so groß als diejenigen der 1.; die Larven der 2., 3., 4. Gruppe bildeten aufsteigende Reihe von Uebergängen.

Yung berichtet, dass die rein pflanzliche Kost nicht ausreicht, um aus den Larven Frösche zu erziehen: die mit *Anacharis* und *Spirogyra* gefütterten Kaulquappen sind nur in der ersten Zeit gewachsen, nachher hörten sie auf zu fressen, ihre Sterblichkeit war immer größer, die Entwickelung der Hinterbeine wurde eingestellt; der letzte starb nach 3 Monaten und war nur so groß und entwickelt, wie am Ende des ersten Monats. — Dazu bemerke ich aber: auch die mit Eihüllen und flüssigem Hühnereiereiweiß gefütterten gelangten nicht zur Metamorphose.

Demgegenüber giebt Born (13) an, dass die nur mit Pflanzenkost genährten Kaulquappen von *Rana fusca* im ganzen kleiner waren, aber in gewisser Anzahl auch die Metamorphose durchmachten. Yung meint, Born habe die zu grunde gegangenen Tiere nicht beseitigt, daher haben die am Leben gebliebenen eigentlich eine gemischte Kost gehabt.

Nach meinen Erfahrungen halte ich die vollständige Entwickelung auch bei (womöglich) rein pflanzlicher Kost für möglich; ich habe die toten Tiere beseitigt (natürlich nur am Tage), das Wasser wurde jeden Tag und die Pflanzenkost oft gewechselt, um allzu große Vermehrung der Infusorien etc. an faulenden Pflanzen zu verhindern. Ich benützte zur Fütterung *Stellaria media*; die Pflanze ist leichter von Infusorien etc. freizuwaschen als Algen und wird mit Vorliebe verspeist. Bei den pflanzenfressenden Larven habe ich keine auffällige Sterblichkeit beobachtet. Gegenüber den Angaben von Born und Yung könnte ich eher von einem ungünstigen Einfluss einer ausschließlich aus Fleisch bestehenden Nahrung reden, doch darüber kann ich bisher nichts genaueres berichten.

Die von Anfang an mit gemischter Kost ernährten Froschlarven scheinen am besten zu gedeihen; in ihrem Aquarium ließ ich an der Wand Vorticellenstöcke und Chaetophoraceenrasen üppig wachsen, dieselben weideten die Kaulquappen mit Begierde ab. — Die ausschließlich mit Pflanzen gefütterten Larven versammelten sich rasch um ein in ihr Aquarium geworfenes Stück Fleisch, wogegen die ausschließlich mit Fleisch ernährten die ihnen gebotene Pflanzenkost verschmähten und tagelang völlig unangetastet ließen. — (Es ist bemerkenswert, dass eine kranke oder auch unbedeutend verletzte Larve [z. B. der man nur die Schwanzspitze abgeschnitten hat] von den übrigen überfallen und verzehrt wird.)

Den einzelnen Aquarien entnahm ich von Zeit zur Zeit eine Anzahl von Versuchstieren, um die verschiedenen Entwickelungs-

stadien zu fixieren sowie die unter dem Einflusse der verschiedenen Nahrung entstandenen Veränderungen verfolgen zu können. Das Material habe ich bisher fast nur makroskopisch und zwar hauptsächlich in Bezug auf die Länge des Verdauungskanals verarbeitet; während dieser Untersuchungen entstand eine Reihe von Fragen, welche ich erst in neuen Versuchsanordnungen studieren werde.

Ein auffallender Unterschied ist sogleich zu konstatieren, wenn man die Leibeshöhlen einer pflanzenfressenden und einer fleischfressenden Larve eröffnet: man bemerkt — ohne Ausnahme — dass der Darmkanal der nur mit Fleisch ernährten Tiere sehr wenige Spiraltouren bildet, wogegen derjenige von den Pflanzenfressern aus zahl-

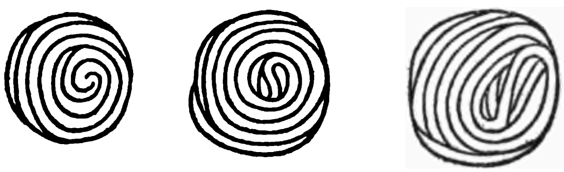


Fig. 1.

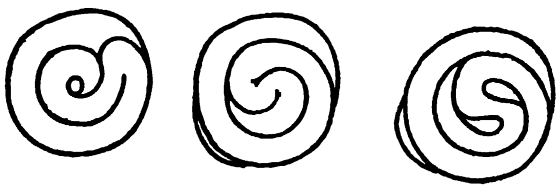


Fig. 2.

Schematische Ansichten des Darmknäuels der Froschlarven: Fig. 1 mit Pflanzenkost, Fig. 2 mit Fleischkost ernährte Tiere. Vergrößerung 3.

reichen Windungen besteht (s. Fig. 1 u. 2). Der Unterschied wird noch auffälliger, wenn man den ganzen Darmknäuel aus der Leibeshöhle entfernt und denselben zu entrollen versucht: man sieht da, wie die Hauptanzahl von Spiraltouren bei den Pflanzenfressern in der Tiefe versteckt liegt, während bei den Fleischfressern daselbst nur einige unbedeutende Windungen vorkommen.

Der Durchmesser des vielfach gewundenen Darmkanals der Pflanzenfresser ist kleiner (bis 2—3 mal), wenn man denselben mit dem Verdauungskanal der Fleischfresser vergleicht, welcher gleichsam sackförmig ist; das Gesamtvolumen des Darmknäuels weist keine bemerkenswerte Unterschiede bei den Pflanzenfressern und bei den Fleischfressern auf. Der Darmkanal bei den mit gemischter Kost ernährten Tieren ist ein wenig weiter als derjenige der

Pflanzenfresser, in Bezug auf die Zahl der Windungen steht er demjenigen der Pflanzenfresser sehr nahe.

Die zahlreichen Messungen (am konservierten Materiale durchgeführt) drückten den Unterschied in der Länge der Verdauungsröhre bei den ausschließlich mit Pflanzen und ausschließlich mit Fleisch gefütterten Larven anschaulich aus.

Im Durchschnitte (von 60 einzelnen Messungen) beträgt die Länge des Darmkanals (von Oesophagus bis After) einige Wochen vor der Metamorphose bei den Pflanzenfressenden 7.0 Körperlängen (vom vorderen Körperrand zum After gemessen), bei den Fleischfressenden 4.4 Körperlängen. Die maximale bei den fleischfressenden Larven gemessene Darmlänge betrug 4.9, die minimale bei den pflanzenfressenden 5.7 (also noch ein Unterschied fast um eine Körperlänge).

Ordnet man die Tiere nach ihrem Entwickelungsgrade, indem man die Ausbildung der Extremitäten als Kriterium anwendet, so kann man die Beziehungen zwischen der Art der Nahrung und der Länge des Darmkanals folgendermaßen veranschaulichen (siehe Tabelle S. 523):

Wie ersichtlich, ist der Darmkanal der nur mit Fleisch ernährten Froschlarven durchwegs kürzer, als derjenige mit normaler (gemischter) Kost oder ausschließlich mit Pflanzenkost gefütterten Tiere.

Die relative Länge des Darmkanals wächst anfangs mit dem Alter der Larven, beginnt aber abzunehmen, wenn sich die hinteren Extremitäten ihrer vollkommenen Ausbildung nähern und sich an den Lokomotionsbewegungen beteiligen: also schon längere Zeit vor der Metamorphose.

Sobald sich die vorderen Extremitäten zum Durchbruch der Kiemenhaut vorbereiten, ereignet sich die stärkste Verkürzung des Verdauungskanals; aber noch bei den jungen, beschwänzten Fröschen ist der Darmkanal um etwas länger, als nachdem der Schwanz resorbiert ist.

Die Verkürzung des langen Darmrohres der mit Pflanzen- und gemischter Kost gefütterten Tiere ist ein weit bedeutenderer Prozess im Vergleich mit den Fleischfressenden; die jungen Frösche, auf welche Weise immer sie im Larvenzustande ernährt worden waren, besitzen einen gleich kurzen Darm. — Nach Gaupp (15) beträgt die Länge des Rumpfdarmes (Oesophagus-Rektum) bei *Rana esculenta* im Mittel 2.9, bei *Rana fusca* 2.1 Rumpflängen; es ist also möglich, dass der Verkürzungsprozess in der Metamorphose wenigstens bei meinen in der Anstalt gezüchteten Fröschen weiter ging als es normal geschieht (bis auf 1.1 Körperlänge). Es ist aber auch möglich, dass der Verdauungskanal, welcher sich

überhaupt — also auch in der Natur — während der Metamorphose zu viel verkürzt, später wieder etwas auswächst: dieser neue Wachstumsprozess könnte mit der Entwickelung der Verdauungsthätigkeit zusammenhängen (vor und während der Metamorphose wird keine Nahrung aufgenommen, was nach Barfurth's (16) Versuchen die Entwickelung begünstigen soll).

Stadien der Entwickelung	Länge des Darmkanals in Körperlängen ausgedrückt bei Froschlarven, welche ernährt wurden		
	mit Pflanzenkost	mit Fleischkost	mit gemischter Kost
I. Hintere Extremitäten als 1/2 mm hohe Hügelchen ohne äußere Gliederung	5.7	—	5.4
II. Hintere Extremitäten gegliedert, Unterschenkel mit Fuß 1 mm lang	6.7	3.5	6.4
III. Unterschenkel mit Fuß 2 mm lang	7.5	4.2	7.6
IV. Unterschenkel mit Fuß 4 mm lang	8.4	4.5	8.2
V. Unterschenkel mit Fuß 7 mm lang	5.8	4.2	5.4
VI. Unterschenkel mit Fuß 8 mm. Vordere Extremitäten ausgebildet, aber noch unter der Kiemenhaut verborgen . . .	2.6	2.1	2.5
VII. Vordere Extremitäten ausgeschlüpft	1.5	—	—
VIII. Junger Frosch (Schwanz resorbiert)	1.1	1.1	—

Die in freier Natur gefangenen Kaulquappen von *Rana esculenta* zeichnen sich durch einen noch längeren Darmkanal aus, als die mit rein pflanzlicher Kost gefütterten Versuchstiere: seine Länge betrug bis 25 cm, in Körperlängen ausgedrückt 16 (bei den mit winzigen Stümpfchen der hinteren Extremitäten versehenen), 12 (größere Hinterbeine), 9 (ausgebildete Hinterbeine); bei den ganz jungen (noch beschwänzten) Fröschen 1.7: auch diese Zahl ist kleiner als die von Gaupp für ausgewachsene *Rana esculenta* angegebene; dies würde für die soeben auf zweiter Stelle erwähnte Möglichkeit zeugen.

Aus der Tabelle ersieht man auch, dass zwischen den mit gemischter Kost und den ausschließlich mit Pflanzen gefütterten Tieren fast gar kein Unterschied ist in Bezug auf die relative Länge des Darmkanals.

Ich habe bisher den Unterschied in der Länge und in der Weite des Darmkanals bei den pflanzenfressenden und bei den fleischfressenden Froschlarven hervorgehoben. Die mikroskopische Untersuchung, welche nur zur groben Information geschah und welche ich später eingehend durchführen werde, hat einen Unterschied in der Dicke der Darmwand sichergestellt: die Muskelschichten (sowohl die zirkuläre als auch die longitudinale) sind bei dem sackförmigen Darmkanal der ausschließlich mit Fleisch ernährten Kaulquappen bedeutend verdickt, während sie bei den nur mit Pflanzenkost gefütterten eine äußerst dünne Schicht vorstellen.

Es wurden weiter bemerkenswerte, schon makroskopisch sichtbare Unterschiede z. B. der Leber, der Gallenblase konstatiert, welche ich später beschreiben werde.

In Uebereinstimmung mit den am Anfange zusammengefassten Resultaten der vergleichenden Untersuchungen fand ich also bei den ausschließlich mit Fleisch ernährten Kaulquappen einen bis fast um die Hälfte kürzeren Darmkanal.

Seine Weite ist aber durchwegs mindestens zweimal größer, als bei den nur mit Pflanzenkost gefütterten: derselbe Faktor (oder Komplex von Faktoren), welcher die Verkürzung des Darmkanals zu stande brachte, hat also wahrscheinlich auch die Erweiterung der Darmröhre bewirkt. Ich habe schon oben die vergleichenden Beobachtungen erwähnt, aus denen hervorging, dass die Länge und die Weite des Darmkanals im umgekehrten Verhältnisse miteinander zu sein pflegen. (Vielleicht hat hier auch die Entwickelung der Leibeshöhle einige Bedeutung.)

Vergleicht man die kubischen Inhalte und die resorbierenden Oberflächen der Darmröhren bei den ausschließlich mit Pflanzen und bei den ausschließlich mit Fleisch ernährten Froschlarven, so kommt auf eine Einheit der Resorptionsfläche bei den Fleischfressenden im Durchschnitte ungefähr zweimal größerer Inhalt, als bei den Pflanzenfressenden. (Zum Beispiel: bei zwei Individuen, welche gleich groß und entwickelt waren, von denen aber das eine mit Pflanzenkost, das andere mit Fleisch ernährt wurde, betrug die Resorptionsfläche ca. 280 mm^2 und 250 mm^2, der kubische Inhalt ca. 70 mm^3 und 125 mm^3; das Verhältnis zwischen der Oberfläche und dem Inhalt war bei dem Pflanzenfressenden 1 : 0.21, bei dem Fleischfressenden 1 : 0.5. Bei einem anderen Paare (im fortgeschrittenen Entwickelungsstadium) fand ich die Zahlen 1 : 0.25 (bei dem Pflanzenfressenden) und 1 : 0.5 (bei dem Fleischfressenden) etc.

Vom teleologischen Standpunkte aus könnte man diese Beziehungen so begreifen, dass die Pflanzenkost wegen ihrer geringen Ausgiebigkeit eine größere Verdauungsfläche erfordert, um mit ihr in womöglich intimen Kontakt zu kommen und besser ausgenützt zu werden, während bei der ausschließlichen Fleischnahrung, welche weit ausgiebiger ist, eine kleinere Verdauungsfläche ausreicht (vielleicht gereicht hier eine größere sogar eher zum Schaden).

Mit dieser Anschauung kann man die Beobachtungen der Lebensweise der beiderlei Versuchstiere gut in Einklang bringen. Die ausschließlich mit Pflanzenkost gefütterten Kaulquappen nehmen fast fortwährend Nahrung auf; der Boden des Aquariums wird in wenigen Stunden mit grünem Detritus der Exkremente bedeckt und muss jeden Tag bis zweimal gereinigt werden, um die Vermehrung der mikroskopischen Fauna daran zu verhindern (dieselbe würde den Versuch unrein machen, da sie von den Versuchstieren verspeist würde). Demgegenüber sieht man, wenn man die nur mit Fleisch ernährten Froschlarven längere Zeit verfolgt, dass sie nur hie und da einmal ein Stück Fleisch verschlucken. (Die mit gemischter Kost gefütterten nagen viel an den Pflanzenstücken, von Fleisch nehmen sie nur selten ein Stückchen auf; der Boden ihres Aquariums erfordert wie bei den ausschließlich mit Pflanzenkost gefütterten viel Reinigung.)

Vom kausalen Standpunkte aus kann ich bisher über die Beziehungen zwischen der Art der Nahrung und der Beschaffenheit des Darmkanals nur Vermutungen aussagen.

Es ist möglich, dass es bei den jungen Kaulquappen ursprünglich einen kürzeren und dickeren Darmkanal giebt, welcher bei den mit Pflanzen- oder gemischter Kost ernährten Tieren in die Länge auswächst (und zugleich schmaler wird), indem z. B. die mechanische Einwirkung dieser voluminösen Nahrung einen Reiz zum Längenwachstum abgiebt; demgegenüber würde sich der Darmkanal bei den nur mit Fleisch ernährten Tieren wenig ändern. — Ich habe oben Kassowitz's diesbezügliche Anschauung angeführt.

Man braucht aber nicht gerade auf den mechanischen Einfluss (Druck) des größeren Nahrungsvolumens zu denken. Es ist bekannt, dass die Cellulose (oder auch die unverdaulichen Hornspäne) die Darmperistaltik befördern: vielleicht könnten also die zerbröckelten Pflanzenteile durch Reibung auf die Darmwand wirken und so das Wachstum ändern; untersucht man den Darminhalt und die Exkremente der mit Pflanzen- oder gemischter Kost ernährten Tiere, so findet man ganze Komplexe von Gefäßen etc. durch Verdauung unberührt. Noch ausgiebiger wirkt in dieser Hinsicht wahrscheinlich die Schlammerde, welche die in der Natur freilebenden Kaulquappen einschlürfen: Die Darmröhren derselben

fand ich (relativ) noch weit länger als bei meinen pflanzenfressenden Versuchstieren.

Es ist aber auch möglich, dass die Reizwirkung der Nahrung eine chemische ist. Der Proteingehalt der grünen Pflanzenteile ist gering, derjenige des Muskelgewebes aber groß; die grünen Pflanzenteile besitzen dafür verhältnismäßig große Menge von Kohlehydraten. Die Proteinstoffe des Muskelgewebes unterscheiden sich von denjenigen der grünen Pflanzenteile. Es giebt auch Unterschiede in dem Gehalt an anorganischen Stoffen etc.

Es liegt auch der Gedanke nahe, dass nicht nur die Pflanzennahrung, sondern auch die Fleischnahrung von Anfang an wachstumsändernd (vielleicht auch gestaltungsändernd) wirkt.

Ich habe allerdings nur einige und dazu ziemlich allgemein gehaltene Vorstellungen erwähnt, welche man sich über die oben berührten Wachstumsunterschiede des Darmkanals bei den verschiedenartig ernährten Kaulquappen bilden kann. Vielleicht werden die weiteren Untersuchungen mehr Licht über die Wirkungsweise der verschiedenen Nahrung bringen. Es lässt sich bisher nicht sagen, ob die Unterschiede in der Struktur des Darmes nur quantitativer Natur sind (Veränderungen der Länge und Weite des Darmkanals, der Dicke der Darmwand), oder ob es sich zugleich auch um qualitative Strukturänderungen handelt, in welchem Falle hier auch eine durch äußeren Reiz ausgelöste Morphose (ein in qualitativer Hinsicht neuer, bestimmt charakterisierter Gestaltungsprozess als Reizwirkung: Herbst) vorliegen würde.

Für „pathologisch" die bei den ausschließlich mit Fleisch ernährten Kaulquappen vorkommenden Unterschiede zu erklären, wäre einerseits ohne weiteres nicht erlaubt, da diese Larven im ganzen gut gediehen und zur Metamorphose gelangten; anderseits wäre eine solche „Erklärung" vom kausalen Standpunkte aus nichtssagend: man müsste wiederum dieselben Fragen aufstellen und dieselben Untersuchungen unternehmen, um die nun mehr für „pathologisch" angesprochenen Erscheinungen wirklich erklären zu können, d. h. ihre Entstehungsbedingungen zu determinieren.

Die Froschlarve ist natürlich ein embryonaler, plastischer Organismus: diesem Zustande hat man es vielleicht zu verdanken, dass die Unterschiede in der Länge des Darmkanals je nach der Ernährung so groß ausgefallen sind; bei den ausgewachsenen Omnivoren wird es vielleicht kaum gelingen, so beträchtliche Unterschiede auszulösen. Bei Houssay (17), welcher sich mit Züchtung von karnivoren Hühnern durch mehrere Generationen beschäftigt, finde ich keine Andeutung über die Aenderungen in der Beschaffenheit des Darmkanals.

Litteratur.

1. Nuhn, A.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. I. Bd., 1886, Heidelberg.
2. Oppel, A.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. II. Bd., Schlund u. Darm, Jena 1897.
3. Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II, 1901, Leipzig.
4. Gadow, H.: in Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs IV.
5. Ellenberger-Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 10. Aufl., Berlin 1903.
6. Thanhoffer, L. v.: Grundzüge der vergleichenden Physiologie und Histologie. 1885, Stuttgart.
7. Ellenberger, W.: Vergleichende Physiologie der Haussäugetiere, T. I, 1890, Berlin.
8. Semper: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. I. Bd., 1880.
9. Brandes, G.: Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biol. Centralbl. Bd. XVI, 1896.
10. Darwin, Ch.: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. I. Bd.
11. Kassowitz, M.: Allgemeine Biologie, Bd. II, Wien 1899.
12. Hoffmann, C. K.: Bronn's Klassen nnd Ordnungen der Amphibien. 1873—78.
13. Yung, E.: Contribution à l'histoire de l'influence des milieux physicochimiques sur les êtres vivants. II. Influence des différentes espèces d'aliments sur le développement de la grenouille. Arch. dee zool. exp. et génér. II. Sér. Tom I, 1883.
14. Davenport, Ch. B.: Experimental morphology P. II, 1899, New-York.
15. Gaupp, E.: Anatomie des Frosches. V. 1899, Braunschweig.
16. Barfurth, D.: Ref. im Centralbl. f. Physiologie I, 1887.
17. Houssay, F.: Revue scientifique 1902, 1903 (Acad. d. Sc.).

Nachtrag. Unter dem (eigentlich unpassenden) Titel „Ueber die Einwirkung der Nahrungsweise auf die Entwickelung des Verdauungsapparates“ publizierten Fermi und Repetto (Engelm. Arch. f. Physiol., Suppl.-B. 1901) ein umfangreiches statistisches Material, welches sie durch zahlreiche Gewichtsbestimmungen und auch Längemessungen der Darmröhren von Vögeln und Säugetieren gewonnen haben. Für unsere Fragestellung haben diese Angaben, welche vergleichend-deskriptiven Untersuchungen entstammen, nur nebensächliche Bedeutung, wie ich oben auseinandergesetzt habe. — Am Ende meiner Abhandlung sprach ich die Möglichkeit aus, dass mit der Thätigkeit des Verdauungskanals sein Wachstum angeregt wird (bei den jungen Fröschen). Dafür kann ich nun Fermi's Angaben folgendes entnehmen: „bei den Föten ist das Gewicht und die Kapazität des Magens im Verhältnis zu dem des Körpers fast um $^2/_3$ geringer als bei den Erwachsenen“ z. B. bei der Kuh $^1/_{32}$, beim Fötus $^1/_{52}$. „Außerdem ist das Gewicht des Darmes $^1/_{34}$ desjenigen des Körpers bei der Kuh, während es beim Fötus $^1/_{77}$; beim Schweine $^1/_{21}$ und beim Fötus $^1/_{42}$ ist“. Vielleicht gilt ein ähnliches Verhältnis auch für die Längenbeziehung; in einer Tabelle von Fermi findet man, dass die Länge des Darmkanals — in Körperlängen ausgedrückt — beim Kuhfötus nur 12, bei der Kuh

20; beim Schweinfötus 12, beim Schwein 14 beträgt. — Ich habe oben nach meinen experimentellen Untersuchungen angegeben, dass die Darmwand der nur mit Fleisch gefütterten Froschlarven bedeutend dicker ist als die der Pflanzenfressenden. Damit kann man einigermaßen Fermi's Aussage vergleichen: „Der Darm der Karnivoren ist sehniger und hat stärkere Wände als der der Herbivoren.“ Bei der Belastung bietet ein Darmstück „der Katze einen 40mal größeren Widerstand“ als der Darm eines Kaninchens. [44]

Die Entstehung der Schwimmblasen.

(Vorläufige Mitteilung.)[1]

Von Dr. med. Otto Thilo in Riga.

Wie gelangt die Luft in die Schwimmblasen der Fische? Auf diese Frage haben wir noch immer keine bestimmte Antwort, obgleich doch so hervorragende Forscher, wie Karl Ernst von Baer, Johannes Müller und Cuvier sich sehr eingehend mit der Lösung dieses Problems beschäftigt haben. Noch immer ist Gegenbaur[2]) durchaus berechtigt zu sagen, „es ist nicht einmal festgestellt, auf welche Art die Luft in die Blase gelangt.“

Mir scheint aber gerade diese Frage von der allergrößten Wichtigkeit für die Erforschung der Schwimmblase. Ja ich glaube sogar, dass ein tieferes Verständnis für die Lebensverhältnisse der Fische und auch für ihre Körperformen überhaupt erst dann möglich sein wird, wenn wir genauer wissen werden, wie sie ihre Schwimmblase mit Luft versorgen. Daher habe ich, um dieses zu ergründen, die verschiedenartigsten Fische, teils zergliedert, teils lebend beobachtet. Auch andere Forscher hatten die große Güte, für mich Beobachtungen anzustellen. Die Ergebnisse aller dieser sehr umfassenden, langjährigen Beobachtungen und Untersuchungen kann ich hier in einem Centralblatte nur kurz zusammenstellen. Ausführlicher gedenke ich an einem anderen Orte meine Forschungen in Wort und Bild wiederzugeben.

Nach meinen Untersuchungen und Erwägungen befördern die Fische die Luft in ihre Schwimmblasen in derselben Weise, wie der Kugelfisch (*Tetrodon*) seinen Luftsack mit Luft füllt. Dieser Fisch erhebt seine Schnauze über die Oberfläche des Wassers, füllt seine Mundhöhle mit Luft, die er dann durch Heben und Senken seines Kiemengerüstes in seinen Bauchsack befördert. Hierbei ist ein

---

1) Nach einem Vortrage, gehalten am 24. Februar 1903 im Rigaer Naturforscherverein.

2) Gegenbaur, C., Vergleich. Anatom. d. Wirbeltiere, Leipzig 1901, Bd. II, S. 265.

Ton hörbar, welcher an das Klappgeräusch eines Pumpenventiles erinnert. Die Füllung des Bauchsackes erfolgt sehr schnell. Nach Beobachtungen von Professor Smith in Washington kann ein Kugelfisch in 15 Sekunden sich so sehr aufblähen, dass er „hart wird wie ein Trommelfell". Professor Smith konnte das sehr genau beobachten, da in Washington seit vielen Jahren Kugelfische (*Tetrodon maculat.*) in Teichen gehalten werden. Sie gedeihen sehr gut und vermehren sich auch. Professor Smith hatte die große Güte, mir brieflich diese Mitteilungen zu machen. Das Kiemengerüste, mit dem die Kugelfische sich die Luft gleichsam einpumpen, ist im wesentlichen nicht anders gebaut als bei anderen Fischen. Ich habe dieses Gerüste genauer beschrieben in meiner Abhandlung „Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen" (11). Aus meinen Abbildungen ist leicht ersichtlich, dass die Knochenstrahlen, welche die Kiemenhaut spannen, bei den Kugelfischen ganz besonders stark entwickelt sind, jedenfalls viel stärker als bei nahen Verwandten der Kugelfische, die nur in geringem Grade die Fähigkeit besitzen, Luft aufzunehmen. Es giebt aber auch andere Fische mit auffallend stark entwickelten Kiemenhautstrahlen, z. B. unsere Karpfenarten. Offenbar bedürfen diese Fische einer großen Kraft, um Luft in ihre Schwimmblasen zu befördern; denn ihr Luftgang ist sehr eng. Trotz dieser Enge besitzen sie doch die Fähigkeit, ihre Schwimmblasen, wenn sie entleert sind, in 24 Stunden prall mit Luft zu erfüllen. Ich stellte dieses an Schleien durch folgenden Versuch fest. Nach einem Bauchschnitte, der beide Schwimmblasen freilegte, eröffnete ich die hintere Schwimmblase. Mit dem Finger strich ich hierauf so lange über beide Schwimmblasen, bis sie gänzlich luftleer waren. Dann unterband ich die hintere Schwimmblase und vernähte den Bauchschnitt. Die Schleien konnten sich nach dieser Operation nicht mehr vom Grunde erheben, als ich sie ins Wasser legte. Um ihnen die Atmosphäre erreichbar zu machen, legte ich sie daher in eine große Badewanne, deren Wasser so flach war, dass ihre Rückenflosse über den Wasserspiegel hervorragte. Nach 24 Stunden legte ich sie in ein tiefes Aquariumglas. Sie stiegen zur Oberfläche und ich fand in der eröffneten Bauchhöhle beide Schwimmblasen prall mit Luft gefüllt. Dieser Versuch wurde an neun Schleien vorgenommen, gelang aber nur an zwei, da ja der ganze Eingriff ein ungeheurer ist und nach der Operation die Fische unter sehr ungünstigen Verhältnissen leben. Die Bauchhöhle ist stets mit Wasser erfüllt u. s. w.

Weit besser gelang der Versuch, wenn ich den Schwimmblasen der Schleie im luftverdünnten Raum die Luft entzog. Dieser Versuch ist sehr leicht auszuführen mit Hilfe einer sogenannten Wasserstrahlpumpe, welche an der städtischen Wasserleitung angebracht wird. Die Fische müssen hierbei in einem Gefäße mit Wasser sich

befinden. Erhielt ich die Fische eine halbe Stunde bei $^1/_4$ Atmosphäre, so fand ich ihre Schwimmblasen stets hochgradig erschlafft, wenn ich sie gleich nach der Luftentziehung tötete. Ich konnte den Luftrest der hinteren Schwimmblase vollständig in die vordere verdrängen, die auch dann nur mäßig gespannt sich anfühlte. Beide Blasen waren also etwa zur Hälfte mit Luft gefüllt. Hielt ich aber die Schleie nach der Luftentziehung nur 5 Stunden in einer großen Badewanne bei flachem Wasser, so fand ich ihre beiden Schwimmblasen prall mit Luft gefüllt. Die Wanne stellte ich schräg, so dass am einen Ende der Wanne das Wasser etwa 10 Centimeter hoch stand, während am anderen Ende nur 5 Centimeter Wasserhöhe vorhanden war. Hierbei konnten die Schleien bequem an die Luft gelangen. Im Gegensatze hierzu fand Hüfner (6) die evakuierten Schwimmblasen von 10 karpfenartigen Fischen „schwach gefüllt", wenn er sie 1—4 Wochen im tiefen Wasser durch ein Drahtnetz von der Luft fernhielt.

Nach seinen Beobachtungen blieben also die Schwimmblasen „schwach gefüllt", wenn er die Fische von der Luft fernhielt. Nach meinen Beobachtungen füllten sich hochgradig erschlaffte Schwimmblasen schon in 5 Stundeo prall mit Luft, wenn ich die Fische im flachen Wasser hielt und ihnen so die Möglichkeit bot, bequem die Luft zu erreichen.

Wie die Luft in die Schwimmblase der Fische dringt, kann man am besten an ganz jungen Fischchen sehen, die noch durchsichtig sind.

Karl Vogt (12) schildert dieses sehr klar, indem er beschreibt, wie sich die Schwimmblase junger Salmoniden plötzlich mit Luft füllt. Er sagt, „das ist ein kritischer Augenblick für den jungen Fisch, wenn er die Oberfläche des Wassers zu erreichen sucht und hier eine sehr große Menge von Luft verschluckt. Hierdurch dehnt er seine Schwimmblase oft dermaßen aus, dass sie die ganze Bauchhöhle auszufüllen scheint. Wenn diese Luft nicht wieder entweichen kann, so bleibt er unbeweglich auf der Oberfläche des Wassers liegen. Viele Fische sterben infolge dieser ungeheuren und plötzlichen Ausdehnung der Schwimmblase, andere entleeren die aufgenommene Luft, welche man dann in großen Blasen aus dem Maule entweichen sieht. Ich habe es oft gesehen, wie derselbe Embryo mehrmals dieses wiederholte. Die Schwimmblase muss zu dieser Zeit sehr dehnbar sein, denn ich habe an jungen Salmoniden es häufiger beobachtet, dass eine ausgedehnte Schwimmblase die ganze Bauchhöhle erfüllte und hierauf wieder zu ihrer ursprünglichen Kleinheit einschrumpfte".

Erfahrene Fischzüchter haben es mir bestätigt, dass der von Vogt als kritisch bezeichnete Augenblick allerdings vielen jungen Lachsen verderblich wird. Sie pumpen sich eben so sehr mit Luft

voll bis sie „trommelsüchtig“ werden. Uebrigens befällt die „Trommelsucht“ auch erwachsene Fische, wenn sie aus größeren Tiefen an die Oberfläche des Wassers gelangen. So z. B. wird der Seelump (*Cyclopterus lumpus*) nicht selten „trommelsüchtig“, obgleich er doch keine Schwimmblase besitzt. Er hat dann, wie die Fischer sagen, „Luft geschluckt“ und seinen Magen so sehr mit Luft angefüllt, dass er nicht mehr untertauchen kann, sondern wie ein Pfeil an der Oberfläche des Wassers dahinschießt.

Herr Oberfischmeister Hinkelmann in Kiel hatte die große Güte, mir einige trommelsüchtige Seelumpen zu senden, welche in einer Tiefe von 8 Metern am Grunde mit einem Stellnetze gefangen waren. Sie wurden erst trommelsüchtig, als sie Luft geschnappt hatten. Herr Hinkelmann schreibt mir: „Vielleicht interessiert es sie, zu erfahren, dass der Seelump, der im Netz gefangen worden ist, nicht trommelsüchtig wird, sobald man ihn unterhalb der Oberfläche aus seinen Banden befreit und ihn sofort sich selbst überlässt. Unter Umständen kann man ihn sogar aus dem Wasser heben und er wird nicht trommelsüchtig, so lange er das Maul nicht aufreist. Thut ers, dann ist es auch um ihn geschehen.“

Herr Fischmeister Lorenzen in Helgoland schreibt mir gleichfalls, dass er im Wattenmeer den Seelump häufig „trommelsüchtig“ gesehen habe.

Man ersieht wohl aus diesen Angaben, dass die Trommelsucht des Seelumpen ebenso entsteht, wie bei den Kugelfischen die plötzliche Füllung ihres Bauchsackes. Aber für die Kugelfische ist sie ungefährlich, da sich diese durch Anpassung allmählich an sie gewöhnt haben, während sie dem Seelumpen verhängnisvoll wird.

So zeigt sich denn auch hier, dass bei allmählicher Gewöhnung und Anpassung oft sehr tiefgreifende Einwirkungen den Tierkörper nicht schädigen, sondern bloß hochgradig verändern. Machen sich jedoch dieselben Einwirkungen plötzlich geltend, so bedingen sie Krankheit oder Tod und viele unserer Krankheiten entstehen nur dadurch, dass wir oft nicht im stande sind, uns veränderten Verhältnissen anzupassen.

Die Beobachtungen von Karl Vogt werden vollständig bestätigt durch Beobachtungen, welche Karl Ernst von Baer (1) an karpfenartigen Fischen, den Blicken (*Cyprinus blicca*) machte.

Nach seinen Angaben sieht man junge Blicken fünf Tage, nachdem sie dem Ei entschlüpft sind, eifrig die Oberfläche des Wassers aufsuchen, um „Luft zu verschlucken“. Hierbei füllt sich plötzlich eine kleine Ausstülpung des Schlundes mit Luft und entwickelt sich zur Schwimmblase.

Verhindert man die Fischchen daran, die Oberfläche des Wassers zu erreichen, so sterben sie ab, haben sie jedoch einige Tage lang

häufiger Luft an der Oberfläche des Wassers geschluckt, so bleiben sie am Leben, selbst wenn man sie längere Zeit von der Oberfläche ferne hält.

Baer meint, dass sie deshalb leben bleiben, weil sie ihre Schwimmblase mit Luft versorgt haben, von der sie längere Zeit zehren können.

Dieser Ansicht wird gewiss ein jeder zustimmen, besonders da man hierbei durchaus nicht einmal anzunehmen braucht, dass die Luft von den Wandungen der Schwimmblase aufgenommen wird und so in den Blutkreislauf gelangt. Man braucht sich ja nur einfach vorzustellen, dass die Fische die Luft aus der Schwimmblase, in die Kiemenhöhle zurückbefördern, welche mit Wasser gefüllt ist. Aus diesem Wasser atmen dann die Kiemen die zum Leben erforderliche Luft.

Bei dieser Erklärung braucht man nicht einmal anzunehmen, dass die Schwimmblase ein ähnliches Atmungsorgan ist wie die Lunge. Ganz selbstverständlich ist der Luftvorrat in der Schwimmblase der jungen Karpfen nicht unerschöpflich; denn man sieht sogar erwachsene Karpfen eingehen, wenn sie längere Zeit durch eine Eisdecke verhindert werden, an die Luft zu gelangen. Daher sind denn auch die Fischzüchter genötigt, Löcher oder Kanäle in dem Eise der Karpfenteiche offen zu halten.

Der Erklärung Baer's entspricht wohl auch folgende Beobachtung von mir.

Junge Lachse von 2 Centimeter Länge und auch ausgewachsene Fische (Schleie, Barsche) lebten in gekochtem Wasser, welches im Kochgefäße abgeküklt war (ohne Umgießen), ganz vortrefflich 24 Stunden und hielten sich hierbei meistens am Grunde auf. Dieses ist um so auffallender, als nach Hoppe-Seyler[1]) die atmosphärische Luft in 24 Stunden nur einen Centimeter tief in luftfreies Wasser eindringt.

Im sogenannten „verbrauchten“ Wasser gehen junge Lachse von 2 Centimeter Länge schnell ein. Ich legte eine Schleie von 15 Centimeter Länge in ein zylindrisches Glas von 23 Centimeter Höhe, 13 Centimeter Durchmesser, das mit Wasser gefüllt war. Nach 3 Stunden entfernte ich die Schleie. Legte ich hierauf einen jungen Lachs von 2 Centimeter Länge in das Glas, so schwamm er in der höchsten Unruhe hin und her, häufig an der Oberfläche Luft schnappend. Nach einer Minute lag er bewegungslos am Boden. An 10 jungen Lachsen stellte ich genau dieselbe Beobachtung an. Ließ ich die Fische am Grunde liegen, so gingen sie

1) Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. Physiol. Chem. Bd. 17, herausgeg. v. Hoppe-Seyler, S. 147. Ueber Diffusion von Sauerstoff und Stickstoff im Wasser. Dieses Citat verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. C. Weigelt.

in einigen Minuten ein. Entfernte ich sie hingegen aus dem Glase und legte sie in frisches Wasser, so erholten sie sich bald vollständig.

Also im „verbrauchten" Wasser ist weniger der Mangel an Sauerstoffgas das Gefahrvolle, als vielmehr die Anwesenheit irgendwelcher schädlicher Ausscheidungsstoffe der Fische (Kohlensäure?). Haben die Fische erst ihre Schwimmblasen mit atmosphärischer Luft gefüllt, so können sie, nach meinen Versuchen zu urteilen, in gekochtem, also luftfreiem Wasser sehr gut 24 Stunden leben und sich hierbei sogar hauptsächlich am Grunde aufhalten.

Baer giebt an, dass bei den jungen karpfenartigen Fischen der Luftgang, welcher die Schwimmblase mit dem Rachen verbindet, anfangs sehr weit sei, sich bald jedoch so sehr verengere, dass er einen dünnen Strang bilde, durch den unmöglich Luft in die Schwimmblase dringen könne. Es sei daher anzunehmen, dass im späteren Leben bei den karpfenartigen Fischen die Luft nicht durch einen Luftgang in die Schwimmblase gelange, sondern durch den Blutkreislauf.

Diese Hypothese Baer's und anderer Forscher ist nach meinen Untersuchungen nicht zutreffend; denn es gelang mir an ausgewachsenen karpfenartigen Fischen (Brachsen von 50 Centimeter Länge) Luft durch den Verbindungsgang zu blasen.

Ich führte die abgestumpfte Spitze der Hohlnadel einer Morphiumspritze in das eine Ende des Luftganges, das andere Ende des Ganges legte ich ins Wasser. Blies ich nun durch die Hohlnadel Luft in den Gang, der etwa eine Länge von 10 Centimeter hatte, so perlten im Wasser schnell hintereinander Luftblasen auf. Hierbei war es gleichgültig, ob ich die Nadel in das Schlundende des Ganges oder in das Schwimmblasenende führte. Aber eins war auffallend, der Versuch gelang nicht an frisch präparierten Luftgängen, sondern erst an solchen, welche einige Tage in einem verschlossenen Glase ohne Wasser gelegen hatten. Dieses war vielleicht deshalb der Fall, weil anfangs die Leichenstarre der Muskeln, welche an der Einmündungsstelle beim Rachen den Gang umschließen, den Durchtritt der Luft verhinderte.

Auch durch den Luftgang unseres Flußaales gelang es mir, Luft zu blasen, obgleich man dort, wo der Luftgang mit dem Schlundrohr verwachsen ist, keine Oeffnung nachweisen kann, auch dann nicht, wenn man die schärfsten Lupen benutzt. Es dringt also offenbar hier die Luft durch ein schwammartiges Gewebe. An 10 Aalen gelang mir der Versuch, allerdings nur dann, wenn ich folgende Verhältnisse berücksichtigte.

Die Schwimmblase des Flussaales besteht aus einer zarten dünnen Blase, welche von einer derberen äußeren Hülle umschlossen wird. Durchschneidet man diese beiden Schichten auf einmal, so zieht

sich die innere Blase weit zurück. Es ist dann schwer, die zarte innere Blase zu fassen und auf das Rohr zu ziehen, mit dem man die Luft einbläst. Es kann daher leicht vorkommen, dass man nur in die äußere Hülle das Rohr führt und diese mit dem Faden umbindet. Bläst man jetzt in das Rohr, so dringt selbstverständlich keine Luft in den Rachen.

Diese Missstände vermindert man, wenn man ein dünnes Rohr, aus dem ein spitzer Darm hervorragt (Probetroicart), in die lufthaltige Schwimmblase stößt und hierauf Blase und Rohr mit einem Faden umbindet. An der Spitze des Rohres sind zwei Knöpfe anzubringen, damit das Rohr nicht aus der Blase gleitet oder zu tief in die Blase rutscht. Zieht man jetzt den Dorn aus dem Rohre und bläst man in das Rohr, so ist man oft erstaunt, wie schnell sich Schlund und Magen mit Luft füllen, wenn man durch einen Fingerdruck den Rachen verschließt.

Viel leichter gelingt es, durch den Luftgang eines Störes, Welses, Lachses oder Hechtes Luft zu blasen. Es genügt oft schon, einfach in den Rachen des Fisches ein dickes Rohr zu führen und hineinzublasen. Besser jedoch gelingt der Versuch folgendermaßen. Man eröffnet die Schwimmblase am hinteren Ende und entleert ihre Luft durch Streichen mit dem Finger. Hierauf durchschneidet man die Speiseröhre unterhalb des Luftganges und bindet ein Rohr, das mit einer Rille am Ende versehen ist, in die durchschnittene Speiseröhre. Bläst man jetzt in das Rohr und verschließt den Rachen des Fisches durch einen Fingerdruck, so füllt sich schnell die Blase mit Luft; denn der Luftgang ist so weit, dass häufig Speiseteile, ja sogar Bandwürmer durch ihn in die Blase gelangen. Auch beim Hering gelingt es leicht, in die Schwimmblase Luft durch den Luftgang zu blasen. Es ist nur bisweilen erforderlich, die Einmündungsstelle des Luftganges in das Darmrohr, mit Wassers abzuspülen, da hier sich leicht Schleimmassen ansammeln, welche den Durchtritt der Luft verhindern.

Am Luftgange der soeben erwähnten Fische (Stör, Hecht, Wels, Lachs) befindet sich eine Klappe, welche selbstthätig das Ausströmen der Luft verhindert. Es ist dieses also eine Sperrvorrichtung, die den Fisch befähigt, ohne Muskelanstrengung größere Mengen Luft zurückzubehalten. Die Klappe kann der Fisch willkürlich öffnen. Dieses geht schon daraus hervor, dass man bei den erwähnten Fischen den Füllungsgrad der Blasen sehr verschieden findet. Einmal fand ich sogar beim Lachs die Blase gänzlich luftleer, obgleich sie vollständig unverletzt war und sich gefüllt erhielt, als ich sie aufblies.

Außerdem geben Hechte, Karpfen u. s. w. Luft in Blasen ab, wenn man sie in ein Gefäß mit Wasser legt und dieses in einen

luftverdünnten Raum stellt (vergl. Moreau, Hüfner, Jäger u. a.). Tötet man hiernach die Fische, so findet man den Luftgehalt ihrer Schwimmblasen beträchtlich vermindert (siehe oben).

Wie schnell das Füllen der Blase beim lebenden Lachse vor sich geht, habe ich nicht festgestellt, jedenfalls wohl schneller als bei den Schleien; denn diese haben einen sehr engen, langen Luftgang, während der Lachs einen sehr weiten, kurzen besitzt.

Ich habe schon erwähnt, dass die Schleie in 24 Stunden ihre beiden grosen Schwimmblasen prall mit Luft füllen kann, wenn sie vollständig entleert waren, ja es kann sogar in 5 Stunden eine pralle Füllung eintreten, wenn die Blasen im luftverdüunten Raum zur Hälfte entleert wurden.

Diese schnelle, pralle Füllung kann unmöglich vom Blut her erfolgen; denn der Blutkreislauf der Fische ist überaus langsam, ihr Herz überaus klein. Nach Brünings (3) ist bei einem karpfenartigen Fische, dem Döbel *(Leuciccus dobbula)*, das Verhältnis des Herzgewichtes zum Körpergewicht 1 : 900 (beim Menschen 1 : 217 nach Vierordt). Der Puls ist nach Brünings 18 in der Minute, die Gefäßverteilung, die Gesamtblutmenge und die Stromgeschwindigkeit sind sehr gering. Der Blutdruck ist so schwach, dass nach Angaben von Brünings und Hill kaum ein Tropfen Blut fließt, wenn man einem lebenden Fische den Schwanz abschneidet, dessen Kopf nach unten gerichtet ist. Erst wenn man den Kopf nach oben dreht, träufeln einige Tropfen aus der Schnittwunde.

Auch bei meinen obenerwähnten Versuchen an Schleien floss sehr wenig Blut, obgleich ich doch oft genötigt war, Bauchschnitte anzulegen, die vom After bis zur Bauchflosse verliefen. Selbst wenn ich, wider meinen Willen, die großen Blutbahnen an der Wirbelsäule verletzte, war der Blutverlust unbedeutend und schadete den Schleien so wenig, dass sie noch wochenlang nachdem lebten.

Bei einer so geringen Blutströmung und einer so geringen Blutmenge kann nur ein ganz geringer Gaswechsel zwischen Blut und Schwimmblase stattfinden und unmöglich kann aus dem Blute soviel Luft in die Schwimmblase übertreten, dass in 5 Stunden die beiden Schwimmblasen einer Schleie prall wie eine Trommel gespannt werden, wenn sie vorher nur zur Hälfte mit Luft gefüllt waren.

Bei dieser hohen Gasspannung kann wohl Luft aus der Schwimmblase ins Blut übertreten, nicht aber umgekehrt.

Außerdem sprechen die chemischen Analysen der Schwimmblasengase dagegen, dass die Gase aus dem Blute stammen.

Die Schwimmblasen enthalten oft sehr bedeutende Mengen Stickstoff (60—90 %) das übrige ist Sauerstoff und ein wenig Kohlensäure (Biot, Humboldt, Moreau, Beletzki, Hüfner u. a.). Freilich giebt es auch Fische, bei denen der Sauerstoff überwiegt,

so z. B. bei einigen Fischen, die an der Oberfläche des Meeres leben (Schwertfisch, Makrelen, Schwalbenfisch [*Exocoetus*] Hüfner (6) Seite 57).

Diese großen Stickstoffmengen können unmöglich aus dem Blute stammen, da ja das Blut der Wirbeltiere Stickstoff nur in sehr geringen Mengen enthält; denn das Stickstoffgas der Luft dient dem Tierkörper nicht zu bestimmten Lebenszwecken und würde im Blute nur ein sehr störender Balast sein.

Aus diesem Grunde allein schon halte ich es für unmöglich, dass die Luft in die Schwimmblase durch den Blutkreislauf gelangt, besonders da, wo ihr der viel kürzere Weg durch einen Luftgang offen steht. Wir haben gesehen, dass dieser Luftgang beim Stör, Wels, Hecht und Lachs sehr kurz und weit ist und dass sogar Speiseteile und Bandwürmer durch ihn in die Blase gelangen. Wie ist es daher möglich, dass die Luft diesen Gang vermeidet, wenn sie erst im Rachen ist? Ja wozu dient denn dieser Gang, der so überaus günstig für das Einströmen der Luft gelegen ist und eine Klappe besitzt, welche selbstthätig die eingedrungene Luft zurückhält?

Freilich ist bei den karpfenartigen Fischen der Luftgang sehr eng und lang, aber auch bei ihnen lässt er, nach meinen Versuchen, bequem die Luft durch, und auch beim Aal, dessen Mündung des Luftganges in den Darm als vollständig verwachsen erscheint, gelingt es ohne großen Druck, ziemlich schnell Luft zu blasen.

Freilich giebt es aber auch Fische, wie z. B. der Barsch, bei denen kein offener Gang nachgewiesen ist. Aber auch beim Barsch entsteht nach den Untersuchungen von K. E. von Baer (2) die Schwimmblase genau wie bei den Karpfen dadurch, dass er Luft verschluckt und diese durch einen weiten Gang in die Blase treibt.

Dieser Gang schrumpft allerdings sehr bald zu einem dünnen Strange ein, welcher keinen offenen Kanal zu besitzen scheint. Aber, wie Corning (4) sagt, der Strang ist stets an erwachsenen Fischen deutlich erkennbar und seine Einmündungsstellen in dem Darm und in die Schwimmblase kann man stets mit großer Genauigkeit nachweisen. Ob nun die Luft durch diesen dünnen Strang geht oder andere Bahnen einschlägt, das wird wohl schwer zu entscheiden sein. Andernfalls steht es fest, dass die Luft oft sogar durch scheinbar ganz luftdichtes Gewebe dringt. Jeder erfahrene Arzt weiß es z. B., dass beim Stickhusten sich Luft unter der Oberhaut des Brustkorbes ansammeln kann. Ja bei Lungenverletzungen dringt die Luft bisweilen sogar bis zu den Zehenspitzen unter der Haut vor.

Außerdem erinnere ich nur daran, dass beim Aal nach meinen Untersuchungen (S. 533) die Luft dort ohne Schwierigkeiten hindurchdringt, wo der Luftgang so fest mit dem Schlundrohr ver-

wachsen ist, dass man selbst mit den schärfsten Lupen keine Oeffnungen nachweisen kann.

Auch bei höheren Wirbeltieren sieht man nicht selten, dass die atmosphärische Luft die Darmwand durchdringt und in der Unterleibshöhle sich ansammelt. Jedem Fleischbeschauer sind die sogenannten Luftblasengekröse (Mesenterialemphyseme) der Schweine bekannt. Sie bestehen aus Luftblasen von etwa Wallnussgröße, welche am Dünndarm in der Nähe des Gekröses sitzen. Sie entstehen nach Schmutzer (10) dadurch, dass „die Luft durch die Lymphgefäße austritt und sich innerhalb derselben weiter bewegt.“ Nach den Analysen von Krummacher (9) ist die in diesen Blasen enthaltene Luft atmosphärische Luft.

Hieraus ist wohl ersichtlich, dass die Luft selbst das feste Gewebe des Darmes der Schweine durchdringen kann und dann Blasen bildet, welche lebhaft an die Schwimmblasen der Fische erinnern. Gewiss erleichtert uns diese Thatsache das Verständnis dafür, wie bei Fischen, an denen noch keine Luftgänge nachgewiesen sind, die Luft vom Darmkanal aus in die Schwimmblase dringen kann. Dieses Verständnis ist uns um so nützlicher, als auch bei diesen Fischen die Blutbahn nicht der Weg sein kann, auf dem die Luft in die Blase gelangt; denn auch bei diesen Fischen ist das Herz überaus klein, die Gefäßverteilung, die Gesamtblutmenge, die Stromgeschwindigkeit und der Luftgehalt des Blutes so gering, dass die Adern nicht so große Luftmengen absondern können, wie sie der starken Spannung einer gefüllten Schwimmblase entsprechen.

Die Ergebnisse

meiner Untersuchungen und Erwägungen möchte ich folgendermaßen kurz zusammenfassen:

Die Luft gelangt in die Schwimmblase aller jungen Fische dadurch, dass diese sich zur Oberfläche des Wassers erheben, dort Luft holen und sie verschlucken. Die verschluckte Luft befördern sie in eine blindsackartige Ausstülpung des Schlundrohres, die sich plötzlich ausdehnt und zur Schwimmblase ausbildet. Bei durchsichtigen jungen Fischen sieht man die Luft in Blasen eindringen (K. E. v. Baer, C. Vogt).

Bei undurchsichtigen Fischen ist dieses Eindringen der Luftblasen allerdings nicht mehr sichtbar, jedoch ist es auch bei ihnen selbstverständlich, dass sie ihren Luftgang nicht unbenutzt lassen werden. Daher können wir es leicht verstehen, wie Fische, die einen kurzen und weiten Luftgang besitzen, die Luft in ihre Schwimmblase befördern.

Schwerer fällt es uns, einzusehen, wie die karpfenartigen Fische, deren Luftgang sehr dünn und lang ist, die Luft in ihre

Schwimmblase treiben. Jedoch ist auch bei ihnen, nach meinen Versuchen, der Luftgang durchgängig und die Füllung beider Blasen kann in 5 Stunden erfolgen, selbst wenn sie halbgefüllt waren (S. 529). Viel größere Schwierigkeiten bereitet es uns, zu verstehen, wie bei Fischen, an denen noch keine Luftwege nachgewiesen sind, die Luft in die Blase gelangt. Doch auch bei ihnen dringt in der frühesten Jugend die Luft durch weite Gänge in die Schwimmblase. Allerdings schrumpfen die Gänge bald zu dünnen Strängen ein (K. E. von Baer [2]). Aber diese Stränge bestehen während des ganzen Lebens und ihre Einmündungsstellen in dem Darm und in der Schwimmblase sind stets mit großer Genauigkeit nachweisbar (Corning [4]). Beim Sander besteht sogar ein offener Gang noch an Fischen von 8 Zoll Länge (Günther). Dass er später sich vollständig schließt und gar keine Luft mehr durchlässt, ist noch nicht bewiesen. Auch durch den Luftgang der Brachse und des Aales gelang es mir erst nach unzähligen Versuchen, Luft zu blasen, und bei sehr engen Gängen kann es an toten Fischen oft gar nicht gelingen, obgleich an lebenden unbehindert die Luft durch den Gang dringt. Wenn es nun auch bisher noch nicht gelungen ist, nachzuweisen, dass die Luft durch diese dünnen Stränge oder andere Luftwege in die Blase gelangt, so müssen doch derartige Wege vorhanden sein, da der Weg durch die Blutbahn ausgeschlossen ist.

Das Herz der Fische ist überaus klein, die Gefäßverteilung, die Gesamtblutmenge und die Stromgeschwindigkeit sind ganz auffallend gering (siehe oben). Unter solchen Verhältnissen können die geringen Blutmengen eines Fisches gar nicht in absehbarer Zeit soviel Luft abgeben als zur Füllung einer prallgespannten Schwimmblase erforderlich ist, besonders da diese geringen Blutmengen wiederum nur geringe Gasmengen enthalten (Sauerstoff 9 Volum., Stickstoff 2 Volum. auf 100 Volum.). Jolyet (8).

Außerdem ist bei vielen Fischen (Karpfen z. B.) die Spannung der Gase in der Schwimmblase sehr hoch. Daher kann wohl Luft aus der Schwimmblase ins Blut übertreten, aber nicht umgekehrt. Jedenfalls wird man wohl zugeben, dass unter solchen Verhältnissen die geringen Blutmengen einer Schleie in 5 Stunden nicht soviel Luft abgeben können, als zur prallen Füllung ihrer beiden großen Schwimmblasen erforderlich ist (siehe Seite 529), wenn sie zur Hälfte mit Luft gefüllt sind. Hiermit giebt man zu, dass bei den Schleien die Füllung der Blasen durch Luftholen aus der Atmosphäre erfolgt.

Bei den Schleien aber ist das Gefäßsystem, die Blutmenge u.s.w. im Grunde nicht wesentlich anders als bei einem Barsch oder anderem Fische, an dem noch keine Luftwege nachgewiesen sind.

Zunächst müsste man feststellen, dass der Barsch wesentlich

andere Zirkulationsverhältnisse besitzt als eine Schleie, dann erst könnte man annehmen, dass er anders als diese seine Schwimmblase mit Luft versorgt. Das ist jedoch nicht der Fall. Sein Herz ist ebenso klein wie bei der Schleie, und auch seine Gefäßverteilung, Blutmenge u. s. w. ist kaum wesentlich anders als bei ihr. Auch die Luft in den Schwimmblasen beider Fische zeigt fast dieselbe Zusammensetzung (Sauerstoff 10 bis 15 %, Stickstoff 80 bis 90 %). Hüfner (6) u. a. Bei beiden Fischen fällt die große Menge Stickstoff auf. Diese kann unmöglich aus dem Blute stammen, da ja bekanntlich das Blut der Wirbeltiere nur sehr geringe Mengen Stickstoff enthält.

Nach allen diesen Untersuchungen und Erwägungen gelangt also die Luft in die Schwimmblase der Fische folgendermaßen:

Die Luft wird aus der Atmosphäre geholt, verschluckt und durch Luftwege in die Blase befördert.

Es entstehen also die Schwimmblasen der Fische in derselben Weise, wie die Luftsäcke der Kugelfische, der Eidechsen, Frösche und Vögel. — —

Zum Schluss erlaube ich mir, meinen herzlichsten Dank hier allen zu sagen, die mich bei der vorliegenden Arbeit unterstützten, indem sie mir höchst wertvolles Material sandten und mit großer Geduld meine Fragen beantworteten. Zu ganz besonderem Danke fühle ich mich verpflichtet den Professoren Klunzinger-Stuttgart, Smith-Washington, Ehrenbaum-Helgoland, Lenz-Lübeck, Weigelt und Schiemenz-Berlin, Blacher-Riga, Direktor A. Kirsch-Dorpat, sowie den Oberfischmeistern Hinkelmann-Kiel, Lorenzen-Helgoland. [61]

Litteratur.

1. Baer, K. E. von. Unters. über d. Entwickelungsgesch. d. Fische nebst ein. Anh. üb. d. Schwimmbl. Leipzig 1835. Friedr. Chr. Vogel.
2. Derselbe. Entw. d. Schwimmbl. d. Barsches. Kurze Mitteilung in Bulletin scientifique Publié par L'Academie Imp. d. scienc. d. St. Petersbourg. Tome I. Gelesen 8. April. 1836. Dasselbe ist vorhanden im Arch. f. Naturgesch. von Wiegmann. 3. Jahrg., 1. Bd., 1837.
3. Brünings, Wilh. Inaugural-Dissert. Erlangen 1899. Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische.
4. Corning, H. K. Beitr. z. Kenntn. d. Wundernetzbild. i. d. Schwimmbl. d. Teleost. Morph. Jahrb., 14. Bd., 1888, S. 8.
5. Gegenbaur, Karl. Vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Leipzig, Engelmann 1901, Bd. II, S. 265.
6. Hüfner, J. Physiol. Chem. d. Schwimmblasengase. Arch. f. Physiol. (Physiol. Abteil. d. Arch. f. Anat. u. Physiol. v. Dr. Du-Bois-Reymond. Jahrg. 1892. Leipzig, Veit u. Komp.
7. Jaeger, Alf. Die Physiol. u. Morph. d. Schwimmbl. d. Fische. Pflüger's Arch. Bonn 1903. 1. u. 2. Heft.
8. Jolyet et Regnard. Arch. d. physiol. (2) IV, 1877, citiert in N. Zuntz Physiol. d. Blutgase u. s. w. Hermann's Handb. d. Physiol., 2. Teil, Leipzig, Verlag von F. C. W. Vogel, 1882.

9. Krummacher. Zeitschr. f. Fleisch u. Milchhygieine. Herausgegeb. v. Rob. Ostertag, Jahrg. 1900, S. 94.
10. Schmutzer, in derselben Zeitschr., Jahrg. 1900, S. 89 „Ueber das sogen. Luftblasengekröse der Schweine".
11. Thilo, Otto. Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anat. Anzeig. 1899, Nr. 3 u. 4. Referat im Biolog. Centralbl. 1900.
12. Vogt, Karl. Embryolog. d. Salmones, enthalten in dem Werke von L. Agassiz, Hist. nat. des poiss. d'eau douces de l'Europe centrale. Neuchatel 1842, Tome I, p. 176, Fig. 87.

Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön.

Teil X. 2 Tafeln. 37 Abb. im Text. 8. XXII u. 335 Stn. Stuttgart. Erwin Nägele. 1903.

Die „Biologische Station zu Plön" (Ostholstein) blickt heuer auf 10 Jahre erfolgreicher Thätigkeit zurück. Dieses Jubiläum benützt der unermüdliche Gründer und Leiter derselben, Dr. Otto Zacharias, zu einer kurzen Darstellung ihrer Geschichte und ihrer Aufgaben. 1892 mit der thatkräftigen finanziellen Unterstützung staatlicher Körperschaften, wissenschaftlicher und praktischer Vereine, sowie einsichtsvoller Privaten gegründet, ist diese erste feste Station in Europa zu einem wirklichen Centrum der Erforschung der Süßwasserorganismen geworden. Hier war die Möglichkeit gegeben, jahraus jahrein unabhängig von dem Wechsel der Witterung und deren Unannehmlichkeiten, die Lebewelt der Seen und Teiche zu beobachten. Die Wissenschaft verdankt ihr manches schöne Resultat. Aber auch die Praxis kam nicht zu kurz; die Beziehungen der niedern Lebewelt zur Fischzucht und die Bakteriologie des Süßwassers z. B. sind Punkte, deren Erforschung eine eminent praktische Bedeutung hat. Die dem neuen Bande beigegebene „Inhaltsübersicht der Plöner Forschungsberichte, Heft I—X" giebt ein klares Bild von der bisher geleisteten Arbeit.

Der heute vorliegende zehnte Band der „Forschungsberichte" (Stuttgart: Erwin Nägele) umfasst XXII + 335 Seiten Text, nebst 2 Tafeln und 37 Textfiguren. Es ist selbstverständlich nicht möglich, auf dem mir hier zur Verfügung stehenden Raume auf alle Arbeiten näher einzugehen; es seien darum nur die wichtigsten davon hervorgehoben.

Das Buch eröffnet Wolfgang Ostwald (Leipzig) mit einer Abhandlung: „Ueber eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktontologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der „inneren Reibung des Wassers" für dieselbe." Als eine Hauptaufgabe der „Planktontologie" betrachtet Verf. die Erforschung der Schwebevorgänge und der damit im Zusammenhang stehenden Einrichtungen der Organismen. Er sucht demnach folgende drei Fragen zu beantworten: 1. Welches sind die physikalischen Bedingungen, unter denen Sink- resp. Schwebevorgänge stattfinden und wie hängen die letzteren Geschehnisse von diesen Bedingungen ab? 2. Welche speziellen Schwebebedingungen finden wir bei den Planktonorganismen? 3. In welcher Weise reagiert das Plankton

auf Veränderungen der Schwebebedingungen? Jeder denkende Planktontolog, dem es nicht nur darum zu thun ist, eine Liste der Planktonorganismen irgend eines Wassertümpels aufzustellen oder ein paar „neue Arten“ zu entdecken, wird hier Anregungen und neue Gesichtspunkte in großer Zahl finden; zugleich aber wird er die Unentbehrlichkeit einer festen Station für die Erforschung vieler Probleme aufs neue bestätigt sehen.

Mehr Beziehungen zur Praxis namentlich der Hygiene haben die folgenden zwei Arbeiten. Oskar Bail (Prag) zeigt in seinen „Ergebnissen einer vorläufigen bakteriologischen Untersuchung der Nordhälfte des Gr. Plöner Sees“ die relativ rasche Selbstreinigung des Seewassers; während M. Marsson (Berlin) seine namentlich auch in der 1901 begründeten „Königlichen Versuchs- und Prüfungsanstalt für Wasserversorgung und Abwasserbeseitigung in Berlin“ gemachten wertvollen Erfahrungen in einer Studie „Die Fauna und Flora des verschmutzten Wassers und ihre Beziehung zur biologischen Wasseranalyse“ darlegt. Immer mehr entwickeln sich Berührungspunkte zwischen der Hygiene und der Süßwasserbiologie.

Mit den Parasiten der Fische beschäftigen sich zwei Arbeiten. Max Voigt bringt „Beiträge zur Kenntnis des Vorkommens von Fischparasiten in den Plöner Gewässern“; Otto Zacharias selbst eine „Mitteilung über gelegentlich aufgefundene Parasiten der Fischfauna von Plön“.

Der Planktontolog endlich, sowie jeder, der in seiner Praxis sich mit Wasseruntersuchungen beschäftigen muss, wird dankbar sein für klare Beschreibung einiger wichtiger neuer Apparate. Ueber „den Apparat „Tenax“ zur Bestimmung der Wassergase“ und über einen „Apparat zum Schöpfen von Wasserproben aus beliebiger Tiefe“ referiert C. G. Müller (Brandenburg a. H.); über einen selbstkonstruierten „Schlammsauger zum Erbeuten von Rhizopoden, Infusorien und Algen“, sowie ein neues „Wurfnetz zum Auffischen pflanzlicher und tierischer Lebewesen“ berichtet der Direktor der Station.

Von den zahlreichen planktontologischen Mitteilungen seien wenigstens noch erwähnt: Lemmermann, „Das Phytoplankton einiger Plöner Seen;“ Zacharias, „Ueber die jahreszeitliche Variation von *Hyalodaphnia Kahlbergensis*“ und „Ueber Grün-, Gelb- und Rotfärbung der Gewässer durch die Anwesenheit mikroskopischer Organismen.“

Die vorstehende Blütenlese aus dem reichen Inhalt des X. Bandes der Berichte von Plön mag genügen. Sie zeigt die Vielseitigkeit der Aufgaben der Station besser als ein langes Programm. Und dass in Plön an der Erfüllung dieser Aufgaben mit unverdrossenem Eifer gearbeitet wird, beweisen die zahlreichen Publikationen, die in den vergangenen 10 Jahren von dort ausgegangen sind. O. Zacharias darf mit Befriedigung auf das erste Jahrzehnt seiner Leitung der Anstalt zurückblicken; hoffen wir, dass er im zweiten Jahrzehnt ebenso vielseitige Unterstützung aller interessierten Kreise findet. [68]

St. Gallen, Mai 1903. **Dr. P. Vogler.**

Zur Kenntnis von Achromatium oxaliferum.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

Im Jahre 1893 veröffentlichte W. Schewiakoff eine Habilitationsschrift über einen neuen bakterienähnlichen Organismus, den er in Schlammproben aus dem Neuhofener Altrhein in großer Menge aufgefunden hatte. Dieses merkwürdige Wesen war von zylindrischer Gestalt mit abgerundeten Enden und im Querschnitt kreisförmig; doch gab es zwischen diesen normalen Exemplaren auch solche von ellipsoidischer und kugeliger Form. Die Größe der reifsten, die sich zur Teilung anschickten, betrug 15—43 μ bei einem Durchmesser von 9—22 μ. Gelegentlich kommen auch noch viel längere Exemplare vor, die dann wurstförmig gekrümmt zu sein pflegen. Schewiakoff hat diesen Organismus sehr genau studiert und unter anderem dabei die interessante Thatsache festgestellt, dass derselbe in den Waben seines (einem Kerne gleichwertigen) Centralkörpers Oxalsäure enthält, woraus sich denn auch der zu seiner Speziesbezeichnung gewählte Name erklärt. Fünf Jahre später wurde dieser nämliche Organismus von J. Frenzel, dem Leiter der Biol. Station in Friedrichshagen bei Berlin, ganz selbständig zum zweiten Male im Grundschlamm des Müggelsees entdeckt und unter dem Namen *Modderula hartwigi* angezeigt, resp. beschrieben.

Seitdem ist das *Achromatium oxaliferum* auch manchem anderen Seeforscher zu Gesicht gekommen, ohne dass man behaupten könnte, es gehöre zu den bekannteren Objekten der Lebewelt des Süßwassers. Bei meiner Erforschung der holsteinischen Moore [1]) habe ich neuerdings die Thatsache konstatiert, dass die wahre Heimat dieses sonderbaren spaltpilzähnlichen Wesens der schwarze Torfschlamm zu sein scheint, denn hier fehlt es fast nie und man kann es (in der wärmeren Jahreszeit wenigstens) aus Mooren in beliebiger Menge erhalten.

Bei so reichlichem Material bin ich auch in der Lage gewesen, die Beschreibung des Dr. Schewiakoff in einem wichtigen Punkte zu ergänzen resp. zu berichtigen, in dem nämlich, welcher die Bewegungsweise des Achromatium betrifft.

Schewiakoff sagt in seiner Abhandlung wörtlich: „Trotz aller Bemühungen gelang es mir nicht, weder an lebenden noch an abgetöteten und gefärbten Exemplaren eine Spur von Bewegungswerkzeugen nachzuweisen . . . Die Bewegungserscheinungen des Achromatium bestehen in äußerst langsamen, meist ruckweise erfolgenden Vor- und Rückwärtsschiebungen. Sie lassen sich am ehesten mit den Bewegungserscheinungen bei manchen Diatomeen

1) Eine Berichterstattung über die erzielten Ergebnisse ist im X. Hefte der Plöner Forschungsberichte erfolgt, welches vor Kurzem erschienen ist. Z.

und Oscillarien vergleichen, nur dass sie langsamer und bloß auf geringe Entfernungen hin erfolgen . . . Oefters bemerkt man auch langsame Rotationen um die Längsachse des Körpers, so dass sich das *Achromatium* wälzend fortbewegt. Dass diese Bewegungen von dem Organismus hervorgebracht werden, geht daraus hervor, dass öfters bei mehreren nahe beieinander liegenden Exemplaren gleichzeitig verschiedene Bewegungen nach verschiedenen Richtungen zu beobachten sind."

Soweit die Schilderung des russischen Forschers im Jahre 1893. Ich habe nun ganz vor kurzem die Wahrnehmung gemacht, dass von seiten vieler von den kleineren Achromatien eine wirklich ausgiebige, rasche Ortsbewegung ausgeführt wurde, die von der ruckweise und langsam erfolgenden der älteren Exemplare völlig verschieden war. Bei näherer Nachforschung und aufmerksamer Beobachtung solcher Achromatien, die an irgend ein Hindernis angestoßen waren und sich dort abmühten, wieder loszukommen, entdeckte ich bei Anwendung des scharfen und lichtstarken Objektivs F von Zeiß (neuere Konstruktion!) das unzweifelhafte Vorhandensein eines Geißelfadens von Körperlänge und hochgradiger Zartheit, so dass er nur bei recht günstiger Seitenbeleuchtung vollkommen deutlich zu sehen war. Mit Hilfe dieser Geißel bewegten sich die Achromatien relativ rasch, jedenfalls schneller als z. B. ein *Peranema.* An keinem der größeren (und wahrscheinlich älteren) Exemplare war eine solche Bewegungsart oder ein solches Geißelorgan zu beobachten, so dass das freie Herumschwärmen nur auf die jüngeren und kleineren Achromatien beschränkt zu sein scheint, was ja auch bei manchen Mastigophoren (so z. B. bei *Euglena deses* und *Astasia proteus*) stattfindet.

Ich glaube, dass es durch die Auffindung einer Geißel und die Konstatierung der Fähigkeit zu schnellem Ortswechsel bei den jüngeren Achromatien erst erklärlich wird, dass diese Organismen sich in allen Altersstufen über den ganzen Grund eines großen Moorteichs, wohin doch kein Wellenschlag dringt, annähernd gleichförmig zu verbreiten im stande sind. [88]

C. Emmerling. Die Zersetzung stickstofffreier organischer Substanzen durch Bakterien.

Kl. 8°, Braunschweig, Vieweg 1902, 141 S., 9 Tafeln.

Die kleine Schrift bietet eine Uebersicht über die bisherigen Forschungen auf diesem Gebiet. Sie ist nach chemischen Grundlinien angeordnet, indem die einzelnen Gärungsprodukte, Essigsäure, Milchsäure, Buttersäure, Butylalkohol und viele andere der Reihe nach betrachtet und jedesmal alle Bakterienarten, die diese Stoffe zu erzeugen vermögen, und die Substanzen, aus denen sie dieselben

erzeugen, die Bedingungen und chemischen Verhältnisse der betreffenden Gärung kurz geschildert werden. Die bakteriologische Diagnose der betreffenden Bakterienarten wird nur ganz kurz berührt, aber überall sorgfältig die Litteratur vermerkt.

Der Leser gewinnt daher einen Ueberblick über die außerordentlich große Zahl in dieser Hinsicht wirksamer Bakterien, über die Mannigfaltigkeit der vorkommenden Gärungen, ihre Bedeutung in Landwirtschaft und Gewerbe und über die zahlreichen Aufgaben, die hier noch der Lösung durch fleißige, chemisch und bakteriologisch geschulte Bearbeiter harren; zugleich wird jeder dieser Bearbeiter in dem Werkchen ein sehr nützliches Hilfsmittel finden, sich über die weit zerstreuten älteren Untersuchungen zu unterrichten. W. [57]

O. D. Chwolson. Lehrbuch der Physik.

Uebersetzt von H. Pflaum. Erster Band: Einleitung — Mechanik — Einige Messinstrumente und Messmethoden — Die Lehre von den Gasen, Flüssigkeiten und festen Körpern. — Gr. 8°. XVI u. 791 S. Braunschweig. Vieweg u. Sohn. 1902.

Vielen Biologen wird es oft ein Bedürfnis sein, sich über ein bestimmtes Kapitel der Physik genaueren Aufschluss zu verschaffen, namentlich über neuere Forschungsergebnisse oder Untersuchungsmethoden. Allen diesen wird das Buch des Professors an der Universität zu St. Petersburg willkommen sein, dessen deutsche Uebersetzung auf Veranlassung des Herrn E. Wiedemann die bekannte Verlagsbuchhandlung in bekannter gediegener Ausstattung herausgegeben hat. Der Verfasser setzt die Kenntnis der elementaren Physik voraus und behandelt den Stoff streng mathematisch, giebt aber nicht nur die theoretische Physik im engeren Sinne, sondern stellt gerade die experimentelle Untersuchung und die Apparate und Methoden der Untersuchung in mustergültiger Weise dar. Der Uebersetzer, Oberlehrer in Riga, hat die Uebertragung mit voller Sachkenntnis und Gewissenhaftigkeit besorgt. Nur die häufige Wiederkehr der falschen Inversion gereicht dem Stil nicht zur Zierde. Kleine Irrtümer werden bei einer neuen Auflage zu verbessern sein; so z. B. sind die Verfasser eines (französischen) Handbuchs der Physiologie, Frédéricq und Nuel, falsch geschrieben (S. 373). Auf S. 422 stimmen die Buchstaben im Text nicht mit der Fig. 230, zu der sie gehören. Der Hinweis auf physiologische Verhältnisse bei der Bestimmung des osmotischen Druckes (S. 636) ist so, wie er dort steht, unverständlich, namentlich die Erwähnung der roten Blutkörperchen irreführend. S. 670 sollte es statt „intramolekulare" wohl „intermolekulare" Kräfte heißen. Von diesen kleinen Ausstellungen abgesehen, ist aber das Buch durchweg zu loben. Es ist eine wesentliche und sehr dankenswerte Bereicherung unserer Litteratur. J. R. [54]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. — 1. August 1903. — № 16 u. 17.

Die monistische Identitätstheorie und die vergleichende Psychologie[1]).

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

In den Verhandlungen des V. internationalen Zoologenkongresses S. 141—169 erschien kürzlich ein Vortrag von Prof. Aug. Forel „Ueber die psychischen Eigenschaften der Ameisen und einiger anderer Insekten". Obwohl ich in manchen Punkten mit meinem geschätzten Kollegen in der Ameisenkunde übereinstimme, so halte ich es doch für nötig, die Verschiedenheit meiner psychologischen Grundanschauungen von denjenigen Forel's hier näher zu motivieren, da Forel seinem Vortrage auch eine Kritik meiner „dualistischen" Anschauungsweise eingeflochten hat.

Forel stimmt mit mir und von Buttel-Reepen überein in der Zurückweisung der Bethe'schen Ansicht, dass die Ameisen, Bienen u. s. w. bloße Reflexmaschinen seien. Er erwähnt auch in seinem Vortrage manche interessante Thatsachen aus dem Leben

1) Als vorliegende Abhandlung bereits fertig war, erschien in der „politisch-anthropologischen Revue" II, Heft 1 eine neue Arbeit Forel's, „Monismus und Psychologie", in welcher Forel meine frühere Kritik seiner monistischen Identitätstheorie (Allg. Zeitschr. f. Entomol. 1902, n° 21, S. 75 u. 76) zu widerlegen versucht. Ich erbat hierauf mein vorliegendes Manuskript von der Redaktion zurück, um am Schluss desselben Forel's neue Ausführungen berücksichtigen zu können Vergl. den „Nachtrag" S. 553.

der geselligen Insekten, welche zu jener Zurückweisung berechtigen. Ebenso spricht er sich auch mit mir gegen v. Uexküll, dessen Anschauungen auch Bethe jetzt teilt, für die Beibehaltung des Analogieschlusses in der vergleichenden Psychologie aus. Er sucht ferner mit mir die Rechte der vergleichenden Psychologie gegen jene zu wahren, welche die vergleichende Psychologie durch die vergleichende Nervenphysiologie ersetzen wollen.

Auf Punkte von untergeordneter Bedeutung will ich hier nicht weiter eingehen. Forel glaubt, ich hätte die psychischen Eigenschaften der höheren Tiere zu gering geschätzt, indem ich ihnen das Vermögen abspräche, aus gemachten Erfahrungen auf neue Verhältnisse zu schließen. Er selbst schreibt im Verlaufe seines Vortrages wiederholt den Bienen „instinktive Analogieschlüsse" zu, weil sie mittelst ihres sinnlichen Gedächtnisses früher gemachte Erfahrungen mit neuen Sinneswahrnehmungen verbinden und so durch Erfahrung ihre Handlungsweise modifizieren. Hierin bin ich mit Forel sachlich einverstanden, obwohl ich den Ausdruck „instinktive Analogieschlüsse" nicht für zutreffend halte, indem ein Analogieschluss seiner Natur nach nur intelligent sein kann, da er auf der Vergleichung zweier oder mehrerer Begriffe beruht. Sachlich besagen jene „instinktiven Analogieschlüsse" jedoch dasselbe, was ich in den „Psychischen Fähigkeiten der Ameisen" (Zoologica, Heft 26, 1899) als „zweite Form des selbständigen Lernens" näher erklärt hatte; diese Form des Lernens hatte ich sowohl den Ameisen (und anderen geselligen Insekten) als auch den höheren Tieren ausdrücklich zuerkannt, und zwar letzteren in höherem Grade als ersteren. Wenn somit Forel auch bei den höheren Tieren nur „instinktive Analogieschlüsse" annehmen würde, so wäre eine sachliche Verschiedenheit unserer diesbezüglichen Ansichten kaum vorhanden; wenn er letzteren aber „intelligente Analogieschlüsse" zuschreiben wollte, so müsste ich hierin eine anthropomorphe Ueberschätzung des tierischen Seelenlebens erblicken, die in den Thatsachen nicht begründet ist.

Von größerer Wichtigkeit scheint mir ein anderer Punkt, der die Verschiedenheit unserer psychologischen Grundprinzipien zum eigentlichen Ausdrucke bringt. Forel vertritt die „monistische" Auffassung in der Seelenlehre und sucht in seinem Vortrage die „dualistische" Auffassung zu widerlegen. Wenn er hierbei die Bemerkung macht (S. 141), nach Wasmann's Ansicht habe der Mensch „neben der tierischen noch eine unsterbliche (von den Naturgesetzen unabhängige?) Seele", so liegt ein offenbares Missverständnis vor. Dass der Mensch zwei Seelen habe, ist mir nie in den Sinn gekommen anzunehmen. Eine und dieselbe menschliche Seele hat nach meiner Ansicht sowohl sinnliche als geistige Fähigkeiten; sie unterliegt ferner den für das psychische Leben geltenden Gesetzen,

welche ebenso gut „Naturgesetze" sind wie die für das mechanische Gebiet geltenden Gesetze, denen das psychische Leben, eben weil es psychisch ist, nicht unterstellt werden kann. Als reell verschieden betrachte ich im Menschen das psychische und das materielle Element, die wir als „Seele" und „Leib" bezeichnen, obwohl beide in manchen ihrer Aeußerungen zu einem einzigen Thätigkeitsprinzip innig verbunden sind. Die reelle Verschiedenheit des psychischen und des materiellen Elements wird dadurch gefordert, dass, wie auch v. Uexküll richtig hervorgehoben hat[1]), die psychischen Erscheinungen der Empfindung und des Bewusstseins ihrem Wesen nach durchaus verschieden sind von jeder materiellen Energieform und daher auch nicht ein mechanisches Aequivalent einer materiellen Energieform sein können. Die physiologischen Vorgänge, welche die psychischen Erscheinungen begleiten, sind allerdings materieller Natur und unterliegen deshalb dem mechanischen Energiegesetze. Die psychischen Erscheinungen selber aber können diesem Gesetze nicht unterliegen, eben weil sie psychisch und nicht mechanisch sind. Dass es trotzdem möglich ist, von den physiologischen Vorgängen auf die psychischen zu schließen, indem zwischen beiden Erscheinungsgruppen ein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht, der sich auch mittelst des Analogieschlusses für die vergleichende Psychologie verwerten lässt, habe ich bereits an anderer Stelle[2]) gezeigt und kann daher auf jene Ausführungen verweisen.

Im Gegensatze zu dieser „dualistischen" Auffassung sucht nun Forel in seinem Vortrage die monistische Identitätstheorie zu begründen, nach welcher das Psychische und das Materielle nur verschiedene Erscheinungsweisen ein und derselben Realität sind. Er sucht ferner auf Grund dieser Anschauung die Berechtigung der vergleichenden Psychologie als eigener Wissenschaft gegenüber der Nervenphysiologie zu verteidigen. Diese beiden Punkte möchte ich hier einer kritischen Prüfung unterziehen, da dieselben wegen ihrer weittragenden Konsequenzen von hohem Interesse sind.

1. Dass eine notwendige Abhängigkeit zwischen unseren psychischen Thätigkeiten und den materiellen Gehirnfunktionen besteht, welche die ersteren einleiten und begleiten, gebe ich Forel gerne zu. Daher stimme ich ihm auch darin bei, dass eine Psychologie, welche die Gehirnthätigkeiten einfach ignoriert, unhaltbar wäre. Wenn er jedoch aus jener Abhängigkeit auf die Identität beider schließt, so kann ich diesem Schlusse nicht beipflichten. Dass das Denken seiner Realität nach nichts mehr sei als ein ma-

---

1) Biol. Centralbl. XX, 1900, Nr. 15, S. 500.
2) Biol. Centralbl. XXI, 1901, Nr. 1.

terieller Gehirnprozess, ist zwar eine Behauptung, die bereits so alt ist wie die materialistische Weltanschauung. Aber bewiesen ist diese Behauptung bis heute noch nicht, und ihr steht die meines Erachtens wirklich begründete Behaupturg entgegen, dass das Denken, ja schon die bloße Sinnesempfindung, ihrem eigentlichen Wesen nach grundverschieden von jedem materiellen Vorgange seien.

Forel hat in seinem Vortrage (S. 145ff.) zur Begründung der Identitätstheorie gegenüber der dualistischen Auffassung folgenden Beweis geführt: „Mit dem Wort Identität oder Monismus sagen wir, dass jede psychologische Erscheinung mit der ihr zu Grunde liegenden Molekular- oder Neurokymthätigkeit der Hirnrinde ein gleiches reelles Ding bildet, das nur auf zweierlei Weise betrachtet wird. Dualistisch ist nur die Erscheinung, monistisch dagegen das Ding. Wäre dem anders, so gäbe es, durch das Hinzutreten des rein Psychischen zum Körperlichen oder Cerebralen, ein Plus an Energie, das dem Gesetz der Erhaltung der Energie widersprechen müsste. Letzteres ist jedoch niemals erwiesen worden und würde allen Erfahrungen der Wissenschaft Hohn sprechen. In den Erscheinungen unseres Hirnlebens, so wunderbar sie auch sind, liegt absolut nichts, das den Naturgesetzen widerspricht und die Herbeirufung einer mystischen, übernatürlichen „Psyche" berechtigt . . ." „In der That kann eine dualistisch gedachte Seele nur energielos oder energiehaltig sein. Ist sie energielos gedacht (Wasmann), d. h. vom Energiegesetze unabhängig, so sind wir bereits bei dem Wunderglauben angelangt, der die Naturgesetze nach Belieben aufhebt und stören lässt. Ist sie energiehaltig gedacht, so treibt man damit nur Wortspiel; denn eine dem Energiegesetz gehorchende Seele ist nur ein willkürlich aus dem Zusammenhang gerissener Teil der Gehirnthätigkeit, dem man nur „seelisches Wesen" verleiht, um es ihm gleich wieder wegzudekretieren."

Die ganze logische Beweiskraft dieser Argumentation beruht offenbar auf der Voraussetzung, dass das mechanische Energiegesetz eine absolut allgemeine Geltung haben müsse, nicht bloß für die materiellen, sondern auch für die sogenannten psychischen Vorgänge. Allerdings, wenn bereits feststände, dass das Denken seiner Realität nach eine mechanische Energieform sei, dann müsste es notwendig auch dem Energiegesetze unterliegen; denn sonst würde durch das psychische Element ein „Plus an Energie" eingeführt, das dem Gesetze von der Erhaltung der Energie widerspräche. Wenn aber das Denken in sich selber keine mechanische Energieform ist, dann ist es völlig gegenstandslos, sich für die Identität des Psychischen mit den materiellen Gehirnprozessen auf das mechanische Energiegesetz zu berufen. Der Beweisführung Forel's liegt somit dieselbe petitio principii zu grunde, die wir

auch in den psychologischen Ausführungen Büchner's, Haeckel's u. s. w. zu finden gewohnt sind: erst setzt man als unumstößliche Wahrheit voraus, dass alles Geschehen in der Welt seiner eigentlichen Realität nach nur mechanisch sein könne und daher dem mechanischen Energiegesetze, das man als „die Naturgesetze" schlechthin bezeichnet, unterstehen müsse; und dann schließt man aus dieser Voraussetzung, dass auch das Denken seiner Realität nach mechanisch sein müsse, weil es sonst mit dem Energiegesetze unvereinbar wäre! Auf diese Weise ist es selbstverständlich sehr leicht, die restlose Identität des Psychischen mit den materiellen Gehirnprozessen zu beweisen; denn sonst wäre es ja „den Naturgesetzen widersprechend", „wunderbar", „mystisch", „übernatürlich" u. s. w. Aber man beweist damit in Wirklichkeit kaum etwas anderes, als dass es auch auf diesem Gebiete einen „Dogmatismus" der Weltanschauung giebt.

Was bleibt ferner in der monistischen Identitätstheorie noch übrig für das „Psychische", wenn wir die materiellen Gehirnprozesse von ihm abziehen? Gar nichts Reelles, wie Forel selbst uns versichert. Hieraus folgt, dass die Psychologie, insofern sie von der Hirnphysiologie sich unterscheidet, gar nichts Reelles mehr zum Gegenstande hat; denn die materiellen Gehirnprozesse, welche die einzige Realität des Psychischen bilden, sind Gegenstand der Nervenphysiologie. v. Uexküll, Bethe, Beer und jene anderen Physiologen, welche die vergleichende Psychologie durch die vergleichende Nervenphysiologie ersetzen wollen, finden somit in der Identitätstheorie den besten Bundesgenossen. Wenn es richtig ist, dass die ganze Realität des Psychischen auf die materiellen Gehirnvorgänge (bezw. auf die entsprechenden Vorgänge in anderen Nervencentren) sich beschränkt, so gehört die Psychologie in der That in die Rumpelkammer der leeren Abstraktionen. Auf diesen Punkt will ich im folgenden noch etwas näher eingehen auf Grund des Forel'schen Vortrages.

2. Was versteht Forel unter „psychisch"? Er unterscheidet (S. 142) eine subjektive und eine objektive Bedeutung dieses Wortes. Die subjektive Bedeutung ist: „der abstrakte Begriff der „Introspektion" oder des Subjektivismus, d. h. der Beobachtung von innen, die jeder Mensch nur in und von sich selbst kennt und kennen kann. Für diesen Begriff wollen wir das Wort „Bewusstsein" reservieren". Die objektive Bedeutung des „Psychischen" ist: „Das Thätige in der Seele, d. h. dasjenige, was den Inhalt des Bewusstseinsfeldes bedingt. Das hat man schlechtweg zum Bewusstsein im weiteren Sinne gerechnet, und daraus ist die Konfusion entstanden, die das Bewusstsein als Seeleneigenschaft betrachtet. Am anderen Orte habe ich „Neurokym" die molekulare Thätigkeitswelle der Nervenelemente genannt."

Früher hatte man das objektive und das subjektive Element unserer Erkenntnis in anderer Weise unterschieden. Als Inhalt (Objekt) unserer Erkenntnis: „zweimal zwei ist vier" bezeichnete man eben diese allgemeine Wahrheit; den psychischen Akt, durch den diese Wahrheit erkannt wird, bezeichnete man, einschließlich der begleitenden physiologischen Prozesse, als das subjektive Element unserer Erkenntnis. Zum Objekt unser Erkenntnis wird das Psychische nur in jenen Erkenntnisakten, deren eigentlicher Gegenstand unsere Erkenntnisprozesse sind, also in den erkenntnistheoretischen Wissenschaften, in der Logik, der Psychologie und ihren Hilfswissenschaften. Bei den übrigen Wissenschaften dagegen ist der Erkenntnisakt nicht eigentlicher Gegenstand (Objekt), sondern bloß subjektives Mittel unserer Erkenntnis. Diese Unterscheidung scheint mir eine klarere und natürlichere zu sein als die von Forel entwickelte. Auf dieser Grundlage ist auch eine wirkliche Erkenntnistheorie möglich, da wir untersuchen können, inwiefern der Erkenntnisakt als Mittel geeignet ist, uns eine wahre Erkenntnis der Dinge zu vermitteln.

Nach Forel dagegen ist das „Thätige" in der Seele, d. h. unser Erkenntnisakt selber, und zwar innerhalb dieses Aktes nur die molekulare Gehirnthätigkeit, die ihm zu grunde liegt, der eigentliche objektive Inhalt unseres Bewusstseinsfeldes. Da aber die verschiedenen Wissenschaften nach dem eigentümlichen Objekte ihrer Erkenntnis (Objectum formale) voneinander unterschieden werden, so würde hieraus folgen, dass es nur eine einzige Wissenschaft giebt und dass diese einzige Wissenschaft die Gehirnphysiologie ist; denn nur diese hat zum Gegenstand ihrer Erkenntnis die materiellen Gehirnprozesse. Die Psychologie hat zum Gegenstand die psychischen Begleiterscheinungen jener materiellen Prozesse, und alle übrigen Wissenschaften bedienen sich des Erkenntnisaktes nur als eines subjektiven Mittels der Erkenntnis. Also auch bei dieser Untersuchung zeigt sich wieder, dass durch die monistische Identitätstheorie die Rechte der Psychologie (und aller übrigen Wissenschaften) nicht gewahrt, sondern im Gegenteile vernichtet werden.

Nachdem Forel seinen Begriff des „Psychischen" festgestellt hat, indem er von demselben das Bewusstsein als subjektives Element ausgeschieden und nur die „Neurokymthätigkeiten" des Hirns als objektives Element übrig gelassen hat, ist eigentlich das Schicksal der Psychologie schon entschieden; sie ist keine Psychologie mehr, sondern nur noch Nervenphysiologie, weil das „Bewusstsein" keine „Seeleneigenschaft" mehr ist, und nur noch die molekularen Gehirnprozesse den Inhalt der Psychologie ausmachen. Daran können alle darauf folgenden Ausführungen Forel's nichts mehr ändern, durch welche er die Rechte der Psychologie noch

einigermaßen zu retten versucht. Sie zeigen nur das Widerspruchsvolle dieser Auffassung der Psychologie.

In einer längeren Erörterung (S. 142ff.) über „Oberbewusstsein" und „Unterbewusstsein" sucht Forel nachzuweisen, dass das Bewusstsein als solches gar keinen Wert für unsere psychologische Erkenntnis besitzt. Er folgert daher (S. 144): „Das Bewusstsein hat uns gar nicht weiter zu beschäftigen. Es existiert gar nicht an und für sich, sondern nur durch die Gehirnthätigkeit, deren „innerer Reflex" es ist." „Das Bewusstsein ist nur ein abstrakter Begriff, dem bei Wegfall der „bewussten" Gehirnthätigkeit jede Wesenheit abgeht." Hieraus schließt er dann, die Psychologie dürfe sich nicht mit der subjektiven Introspektion allein begnügen; sie müsse auch den Analogieschluss zu Hilfe nehmen, um zur vergleichenden Psychologie, zur Psychologie der Tiere, zu gelangen. Sie muss ferner außer unserem „Oberbewusstsein" auch unsere „Unterbewusstseine" studieren und namentlich auch auf die physiologischen Gesetze unserer Hirnthätigkeit Rücksicht nehmen. Sie muss uns endlich vor dem Skeptizismus retten und uns eine vernünftige Garantie dafür bieten, dass die Existenz der Außenwelt nicht eine bloße subjektive Illusion sei. Aber vermag das die Psychologie überhaupt noch in der von Forel ihr gegebenen Fassung?

Forel stellt (S. 145) die „reine Psychologie" als subjektive Introspektion unserer Bewusstseinsvorgänge der „Physiologie des Gehirns" gegenüber, welche er als die „Beobachtung der Gehirnthätigkeit von außen" bezeichnet. Hierauf betont er nochmals, dass die ganze objektive Realität des Psychischen bloß in den ihm zu grunde liegenden „Molekular- oder Neurokymthätigkeiten" des Gehirns bestehe. Daraus scheint mir aber unabweisbar zu folgen, dass die „reine Psychologie" nichts als eine subjektive Illusion sei. Denn die molekularen Gehirnprozesse sind Objekt der Gehirnphysiologie; zieht man somit den Gegenstand der Gehirnphysiologie vom Gegenstand der Psychologie ab, so bleibt für letzteren gar kein objektiver Gehalt übrig, also nur eine rein subjektive Illusion!

Man könnte hierauf vielleicht entgegnen, ein und derselbe Gegenstand könne doch das Formalobjekt zwei verschiedener Wissenschaften bilden, die ihn von verschiedenen Seiten betrachten. Das ist ganz richtig, vorausgesetzt, dass für beide Betrachtungsweisen ein objektiver Gehalt sich nachweisen lässt. Nun vermag uns aber die „innere Beobachtung" gar nichts über den objektiven Gehalt der Gehirnprozesse zu berichten; die Introspektion kann niemals an die „molekulare Thätigkeitswelle der Nervenelemente" herankommen, sondern stets nur an die Bewusstseinsvorgänge; diese bieten aber nach Forel immer nur eine subjektive Spiegelung der

Gehirnprozesse ohne objektiven Gehalt; er hat ja selber erklärt, dass das Bewusstsein fälschlich für eine „Seeleneigenschaft" ausgegeben werde. Die reine Psychologie hat somit als Formalobjekt keine Seeleneigenschaft, sondern eine bloße subjektive Illusion einer solchen.

Wenn aber die reine Psychologie eine subjektive Illusion ist, so kann es uns gar nichts helfen, wenn wir außer dem „Oberbewusstsein" auch unsere „Unterbewusstseine" in den Bereich der psychologischen Forschung einbeziehen; denn unsere „Unterbewusstseine" sind ja auch nur subjektive Spiegelungen der molekularen Thätigkeiten untergeordneter Nervencentren. Daher gehört ihr ganzer objektiver Gehalt in den Bereich der Nervenphysiologie, weil nur diese über die Nervenprozesse als solche etwas auszusagen vermag. Es kann uns ferner nichts helfen, aus der reinen Psychologie eine angewandte, vergleichende Psychologie zu machen, indem wir mittelst des Analogieschlusses die Resultate der Introspektion auf andere Wesen außer uns übertragen. Was wir hiermit auf andere Wesen ausdehnen, sind doch stets nur die subjektiven Spiegelungen unseres eigenen Bewusstseins; was diese vergleichende Psychologie an „objektivem Gehalt" besitzt, ist dagegen ganz auf Seite der vergleichenden Nervenphysiologie. Es ist mir daher völlig unbegreiflich, wie man auf dieser Grundlage vermittelst des Analogieschlusses eine vergleichende Psychologie aufbauen und, wie Forel es in seinem Vortrage gethan hat, sogar den Ameisen und Bienen eine Reihe von „psychischen Eigenschaften", wie Gedächtnis, soziales Pflichtbewusstsein u. s. w. zuschreiben kann. Dieses ganze Analogieverfahren beruht ja nur darauf, dass wir die subjektiven Spiegelungen unserer Introspektion durch weitere subjektive Spiegelungen (d. h. durch die Bewusstseinsvorgänge des Schlussverfahrens) auf andere Wesen außer uns übertragen.

Die Schlussfolgerung, die sich hieraus ergiebt, ist: Nur die Nervenphysiologie hat noch einen objektiven wissenschaftlichen Wert. Die ganze Psychologie dagegen, sowohl die reine wie die angewandte, ist, insofern sie von der Nervenphysiologie sich unterscheidet, nichts als eine gehaltlose subjektive Illusion. Forel's Verteidigung der Rechte der vergleichenden Psychologie gegenüber den Ansprüchen der Nervenphysiologie klingt daher wie ein Grabgeläute der Psychologie.

Aber noch eine andere, weit folgenschwerere Konsequenz scheint mir aus Forel's Auffassung der Psychologie sich zu ergeben, nämlich die Konsequenz des absoluten Skepticismus. Die Psychologie, und zwar zunächst die reine Psychologie, ist die Grundlage der Erkenntnistheorie. Sowohl über unsere eigene

Existenz als auch über die Existenz einer Außenwelt erhalten wir nur durch unsere inneren Bewusstseinsvorgänge Aufschluss, über die erstere direkt, über die letztere indirekt, durch Vermittelung unserer Sinneswahrnehmungen. Eine Psychologie, welche die Bewusstseinsvorgänge für bloße subjektive Spiegelungen ohne objektiven Erkenntniswert erklärt, zerstört daher die Grundlagen der Erkenntnistheorie. Nun besteht aber nach Forel's Theorie der ganze objektive „Inhalt unseres Bewusstseinsfeldes" nur in den molekularen Gehirnthätigkeiten, während das Bewusstsein nur eine bloße subjektive Spiegelung jener materiellen Hirnfunktionen darstellt. Selbst der Hirnphysiologe, der jenen „reellen Gehalt" unserer Bewusstseinsvorgänge, d. h. die materiellen Gehirnprozesse, näher untersucht, vermag nur durch neue subjektive Spiegelungen seiner eigenen Hirnthätigkeit über die Gehirnprozesse nachzudenken. Der objektive Inhalt dieser Forschergedanken ist daher wiederum gleich Null, wenn wir die materiellen Hirnfunktionen des Forschers von dem Bewusstseinsinhalte seiner Erkenntnis abziehen. Was bleibt da von dem objektiven Wert unserer sämtlichen Erkenntnis noch übrig? Ein reines Nichts.

Ich sage daher: Indem die Identitätstheorie Forel's die molekularen Gehirnprozesse, welche das materielle Substrat unserer Bewusstseinsvorgänge sind, mit dem objektiven Inhalt unserer Erkenntnis verwechselt, werden alle Wissenschaften zu einer reinen subjektiven Illusion. Wir sind damit dem absoluten Skepticismus rettungslos verfallen.

Als letzte Schlussfolgerung aus diesen Erwägungen glaube ich folgende Sätze aufstellen zu dürfen: Jene monistische Identitätstheorie ist in sich selber unrichtig, und sie führt überdies zum Ruin nicht bloß der Psychologie, sondern aller menschlichen Erkenntnis. Nur eine „dualistische" Psychologie, welche die eigene Realität des Psychischen wahrt, vermag auch die Rechte der Psychologie gegenüber der Nervenphysiologie zu wahren. Ferner vermag nur diese Psychologie, welche in richtiger Weise zwischen dem objektiven Inhalt unserer Erkenntnis und den subjektiven Elementen des Erkenntnisaktes unterscheidet, die Grundlage einer haltbaren Erkenntnistheorie und damit auch aller übrigen Wissenschaften zu bilden.

Nachtrag.

Nachdem diese Zeilen bereits an die Redaktion abgesandt waren, erschien eine neue Abhandlung Forel's, „Monismus und Psychologie[1]), in welcher Forel die Missverständnisse aufzuklären sucht,

1) Sonderabdruck aus d. politisch-anthropolog. Revue II, 1903, Heft 1, 8 S.

zu denen seine Ausführungen über „Monismus“ Veranlassung gegeben hatten. Indem ich diesen neueren Erklärungen meines geschätzten „metaphysischen Gegners“ volle Gerechtigkeit widerfahren lasse, wird es sich zeigen, ob ich seine Ansichten bisher unrichtig ausgelegt habe oder nicht.

Mit Recht hebt Forel hervor, dass die Beobachtung unserer eigenen Bewusstseinsvorgänge, welche den eigentlichen Gegenstand der Psychologie bildet, nicht als „Metaphysik“ in dem Sinne einer außerhalb des Bereiches der Naturforschung liegenden Spekulation bezeichnet werden dürfe. Ebenso stimme ich Forel darin bei, dass wir auf dem Gebiete der vergleichenden Psychologie, welche die Beobachtungen der eigenen inneren Erfahrung vermittelst des Analogieschlusses auf andere Wesen außer uns überträgt, den Boden der naturwissenschaftlichen Forschung keineswegs unter den Füßen verlieren, wie nicht bloß Beer, Bethe und Uexküll, sondern auch E. Mach[1]) behauptet hatten.

Wir kommen nun zum Begriffe des „Monismus“. Forel unterscheidet (S. 3) einen „wissenschaftlichen Monismus“ und einen „metaphysischen Monismus“. Der erstere ist gleichbedeutend mit der von Forel vertretenen Identitätstheorie, nach welcher die materiellen Gehirnprozesse und die psychischen Prozesse bloß zwei verschiedene Erscheinungsweisen ein und derselben Realität sind. Der zweite dagegen ist gleichbedeutend mit dem Panpsychismus, Panhylismus, Pantheismus u. s. w. Nur ersteren, den wissenschaftlichen Monismus will Forel verteidigen, den letzteren, den metaphysischen Monismus dagegen keineswegs.

Auf Grund dieser Unterscheidung wendet sich nun Forel gegen Dr. J. Reinke[2]) und gegen mich[3]), indem er zu zeigen sucht, dass diese beiden Gegner ihn falsch verstanden hätten; er erklärt es daher für unberechtigt, dass man ihm den Vorwurf des „Materialismus“ mache, weil er das Psychische und das Physische für ein und dieselbe Realität halte, die nur auf zweierlei Weise sich äußere.

Auf Forel's Ausführungen gegen Reinke gehe ich hier nur soweit ein, als sie mit jenen sich decken, die er meiner Kritik entgegenstellt. Dieselben sind folgende.

Forel citiert nochmals den von ihm aufgestellten Satz: „Mit dem Wort Identität oder Monismus sagen wir, dass jede psychologische Erscheinung mit der ihr zu grunde liegenden Molekular- oder Neurokymthätigkeit der Hirnrinde ein gleiches, reelles Ding bildet, das nur auf zweierlei Weise betrachtet wird.“

1) Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. 4. Aufl. Jena 1903.

2) Die Welt als That, Berlin 1899.

3) Allgem. Zeitschr. f. Entomol. 1902, Nr. 21, S. 75 u. 76.

Ich hatte aus jenem Satze die folgenden Schlüsse gezogen, die im ersten Teil der vorliegenden Abhandlung näher begründet wurden:

1. Das „Psychische" ist nach Forel seiner Realität nach nichts weiter als eine Summe materieller Gehirnthätigkeiten, die man „von psychischer Seite" betrachtet; zieht man daher von dem „Psyche" genannten Ding diese materielle Summe ab, so bleibt eine reine Null als Rest.

2. Also ist für die Realität des Psychischen in Forel's Monismus überhaupt kein Platz mehr übrig; die „Seele" ist bei ihm nur ein leeres Wort.

Auf diese Beweisführung erwidert nun Forel, ich hätte ihn falsch verstanden, und zum Belege dafür sucht er meine Argumentation umzukehren und ad absurdum zu führen, indem er behauptet, ich hätte ihn mit gleichem Rechte folgendes sagen lassen können:

„Die Materie ist nach Forel ihrer Realität nach nichts weiter als eine Summe psychologischer Vorgänge, die uns als Außenwelt (unter anderem als Gehirn und seine Physiologie) erscheint. Zieht man von dem „Materie" genannten Ding jene psychische Summe ab, so bleibt eine reine Null als Rest. Für die Realität der Materie ist somit in Forel's Monismus kein Platz übrig."

Hiergegen habe ich folgendes zu erwidern:

1. Aus der substantiellen Identität des Materiellen mit dem Psychischen folgt in der That, dass man obigen Satz nach beiden Seiten hin umkehren kann. Man darf mit vollem Rechte sagen: „wenn das Psychische seiner Realität nach sich vollkommen deckt mit dem Materiellen, so bleibt eine reine Null als Rest, wenn ich eines der beiden von dem anderen abziehe;" das ist mathematisch evident; denn wenn $a = b$ ist, so bleibt es sich völlig gleich, ob ich von der betreffenden Realität a oder b abziehe; in beiden Fällen ist das Resultat $= 0$. Die Umkehrbarkeit des von mir gegen Forel aufgestellten Satzes beruht somit nicht auf einer Absurdität meiner Beweisführung, sondern auf einer Absurdität, die in der Natur des Monismus liegt.

2. Forel will jedoch in seiner neuesten Erklärung nicht gelten lassen, dass er das Psychische für einfachhin reell identisch mit den materiellen Gehirnprozessen gehalten habe. Er sagt vielmehr: „Von der (einen uns unbekannten)[1]) Wesenheit des Gehirn- oder Seelenlebens haben wir zwei Erscheinungsseiten: die innere oder psychologische, die äußere oder physiologische." Beide Erscheinungsseiten sollen wissenschaftlich gleich berechtigt sein. Daher könnte es fast scheinen, als ob ich Forel falsch verstanden

1) Diese Parenthese rührt von mir her.

und ihm statt des „wissenschaftlichen“ den „metaphysischen“ Monismus untergelegt hätte.

Um diesen Zweifel zu lösen, stelle ich die folgenden zwei Fragen:

a) Hat Forel nicht früher wiederholt und ganz ausdrücklich erklärt, der einzige objektive Gehalt unserer Bewusstseinsvorgänge liege in den Neurokymthätigkeiten des Gehirns, die doch ihrer Natur nach materielle Prozesse sind und deshalb dem mechanischen Energiegesetze restlos unterstehen?

b) Welcher Unterschied besteht dann noch zwischen dem „wissenschaftlichen Monismus“, den er vertritt, und zwischen dem „metaphysischen Monismus“, den er durch Umkehrung meines Satzes ad absurdum geführt hat?

Die Antwort auf die erste dieser beiden Fragen ergiebt sich aus den obigen Citaten (vergl. oben S. 544) aus Forel's Vortrag über die psychischen Eigenschaften der Ameisen zur Genüge: der einzige objektive Gehalt des „Psychischen“ ist nach ihm gar nichts anderes als die materielle Gehirnthätigkeit. Daher hat er ja selbst erklärt, dass das Bewusstsein fälschlich für eine „Seeleneigenschaft“ gehalten worden sei. Daher kann gar keine Rede davon sein, dass nach Forel das Psychische und das Physiologische zwei wissenschaftlich gleich berechtigte Erscheinungsweisen ein und derselben Realität darstellen; denn der objektive Gehalt dieser Realität ist ja ganz auf Seite der letzteren Betrachtungsweise, die sich von der „materialistischen“ in gar nichts mehr unterscheidet.

Ebenso klar dürfte die Antwort auf die zweite der oben gestellten Fragen sein. Entweder nimmt Forel an, dass der materiellen und der psychischen Seite unserer sogenannten psychischen Thätigkeiten ein und dieselbe objektive Realität zu grunde liege — und dann unterscheidet sich sein „wissenschaftlicher“ Monismus in gar nichts mehr von dem „metaphysischen“ Monismus; denn das Wesen des letzteren besteht ja gerade darin, dass er Materie und Geist für reell ein und dasselbe Ding erklärt, das nur auf zweierlei Weise erscheine. Oder Forel nimmt an, dass der materiellen und der psychischen Seite der sogenannten psychischen Thätigkeiten zwei verschiedene Realitäten zu grunde liegen — und dann ist er offenbar nicht mehr „Monist“, sondern „Dualist“, wie ich es auch bin.

Hiermit dürfte dargethan sein, dass auch die neuesten Ausführungen Forel's gar nichts zu ändern vermögen an den Schlussfolgerungen, die in vorliegender Arbeit aus seiner Identitätstheorie gezogen wurden.

Professor Plateau und die Blumentheorie.

II.

In Band XVIII Nr. 12 dieser Zeitschrift vom 15. Juni 1898 habe ich unter demselben Titel ein Wort zur Abwehr gegen die Angriffe des Professors Felix Plateau in Gent gegen die herrschende Blumentheorie veröffentlicht. Der vorliegende Aufsatz stellt also eine Fortsetzung, ich hoffe sogar den Schluss des damaligen, vor[1]). Denn, um es gleich zu sagen, es gewährt mir, wie ich wohl behaupten kann, eine gewisse Genugthuung, dass Plateau in einer seiner neuesten Veröffentlichungen — er hat inzwischen noch mehrere andere losgelassen — einen nicht mehr zu verkennenden Rückzug antritt[2]). Noch in seinem Aufsatz „Expériences sur l'attraction des Insectes par les étoffes colorées et les objets brillants“[3]) heißt es in den Conclusions: 1. „D'une façon générale les étoffes vivement colorées attirent si peu les Insectes qu'il est impossible de déduire, des résultats d'experiences suivies, un argument en faveur de l'attraction de ces animaux par les couleurs des fleurs.“ Das steht also in voller Uebereinstimmung mit den von mir früher (a. a. O. S. 418) citierten Sätzen: 1. „Ni la forme ni les couleurs vives des fleurs ne semblent avoir de rôle attractif important“ und 3. „Les Insectes sont guidés d'une façon sûre vers les fleurs à pollen ou à nectar par un sens autre que la vision et qui ne peut être que l'odorat.“

Diesen letzteren Satz nimmt Plateau jetzt zurück und erklärt die frühere Fassung aus seinem ersten Aufsatz[4]): „La forme et la couleur ne paraissant pas avoir le rôle attractif, les Insectes sont évidemment guidés vers les fleurs[5]) par un autre sens que la vue, sens qui est probablement l'odorat“ für besser. Das ist also eine Einschränkung, die zwar nicht sehr erheblich, aber insofern von großer Wichtigkeit ist, als Plateau zu ihr gelangt, nachdem ihn nicht weniger als zehn Arbeiten über dasselbe Thema inzwischen zu der schärferen Fassung veranlasst hatten.

Wie ist Plateau zu dieser neuerlichen Einschränkung gekommen?

Auf gar keinem andern Wege, als dem, den ich ihm einzuschlagen schon vor 7 Jahren geraten habe[6]), nämlich unter anderen

1) In Bd. XIX Nr. 10 vom 15. Mai 1899 habe ich mich noch einmal mit Plateau beschäftigt.

2) L'ablation des antennes chez les Bourdons et les appréciations d'Auguste Forel. Extrait des Annales de la Société entomologique de Belgique, Tome XLVI, 1902.

3) Extrait des Annales de la Société entomologique de Belgique, T. XLIV, 1900, S. 174—188.

4) Comment les fleurs attirent les Insectes, I, 1895.

5) Im Original heißt es „vers les capitules de Composées“.

6) Botanische Zeitung 1896, II. Abt. Nr. 8, S. 123.

ganz besonders die Versuche A. Forel's zu wiederholen. Hätte er das damals gleich gethan, er hätte sich manche Arbeit sparen können.

Also auch Plateau hat nun Hummeln die Fühler bis auf den Grund abgeschnitten und folgende Beobachtungen gemacht: Die von den Tieren vor der Operation besuchten Blumen waren *Anchusa panniculata*, *Borrago officinalis*, *Spiraea Aruncus*, *Digitalis purpurea*, *Delphinium Ajacis* und besonders *Althaea rosea*. Hören wir Plateau's eigenen Bericht: »Sur trente cas, les Bourdons opérés s'envolèrent vingt-deux fois horizontalement vers le sud, le sud-est ou le sud-ouest, direction générale dans laquelle se trouvent, par rapport à la maison, les champs et les jardins du voisinage. Le vol ascendant à peu près vertical se présenta cinq fois seulement. Dans trois cas la direction ne put être observée ... Quatre Bombus terrestris neutres, privés d'antennes ne revinrent jamais, du moins ne purent pas être retrouvés."

„Sur onze Bombus hortorum opérés, dont dix femelles et un neutre, une seule grosse femelle revint, quelques minutes après l'ablation des antennes, aux Digitales sur lesquelles elle avait été prise."

„Sur sept Bombus lapidarius amputés, dont trois mâles, deux femelles et deux neutres, un seul mâle et une seule femelle furent retrouvés le lendemain sur les Anchusa et les Borrago qu'ils visitaient la veille."

„Enfin sur huit Bombus hypnorum neutres à antennes coupées, cinque retournèrent, quelques instants après l'opération, aux fleurs d'Althaea sur lesquelles on venait de les capturer ..."

„En somme huit Bourdons sur trente, c'est-à-dire un peu plus du quart des individus, retrouvèrent surement leurs fleurs préférées, malgré la perte des organes olfactifs."

Plateau fühlt sich denn auch gezwungen, zuzugeben, dass Forel's Experimente durch seine eigenen bestätigt werden. Aber was thut er dann? Er sagt, man dürfe daraus nicht den Schluss ziehen, dass der Geruch bei der Anlockung der Insekten durch die Blumen keine Rolle spiele, und er führt nun eine lange Reihe bekannter Thatsachen auf, welche die große Schärfe des Geruchssinnes bei den Insekten beweisen. Das heißt, er sucht seine Niederlage zu verschleiern. Denn an jener Schärfe hat wohl kein Kenner bisher gezweifelt, und wer hat jemals behauptet, dass der Blumengeruch keine Rolle bei der Anlockung spiele? Plateau führt auch keinen derartigen Thoren namentlich an. Dagegen sagt er: „Plusieurs des auteurs qui se sont faits les défenseurs de l'attraction par l'éclat des corolles et, entre autres Hermann Müller lui-même, **sont forcés d'admettre** que, **dans des cas déterminés**, les odeurs des fleurs peuvent attirer les Insectes d'une manière plus efficace qu'une

coloration vive.“ In den von mir durch fetten Druck hervorgehobenen Worten liegt geradezu eine Entstellung der Thatsachen, die um so schlimmer ist, als ich in meiner Kritik Plateau nun schon einmal bei der ganz gleichen Entstellung Müller's eigene Worte entgegengehalten habe[1]): „es lässt sich sogar durch direkte Beobachtung des Insektenbesuches mit voller Sicherheit feststellen, dass Blumenduft ein weit kräftigeres Anlockungsmittel ist als bunte Farben“[2]). Diese Worte machen gewiss nicht den Eindruck, als ob Müller diese Thatsache widerwillig (forcé) oder eingeschränkt (cas déterminés) zugäbe. Sie wird auch weiter bewiesen nicht bloß durch die älteren längst bekannten, sondern auch durch neuere Versuche mit geblendeten Insekten, die Plateau anführt, der schließlich zugesteht: „que si j'ai eu le tort d'attribuer, dans les rapports entre les Insectes et les organes floraux, une prépondérance exagérée à l'odorat, mes nombreuses observations et expériences prouvent, ainsi que le déclara un de mes adversaires, le regretté Paul Knuth, dans son magnifique ouvrage sur la biologie des fleurs que le sens olfactif joue, dans la recherche des fleurs par les Insectes, un rôle beaucoup plus important que ce qui était admis jusqu'alors.“

Ja, das sagt Knuth allerdings, wenn er auch vorsichtig genug ein „vielleicht“ einschiebt und nur von einem höheren, aber nicht von einem viel (beaucoup) höheren Grade spricht. Genau zitieren ist nun einmal Plateau's Sache nicht. Knuth aber sagt damit durchaus nichts, was nicht schon in dem Müller'schen Satze enthalten wäre[3]).

Daher hat nun auch Forel Unrecht, wenn er sagt, dass Plateau's lange Tabellen Müller widerlegten[4]). Denn letzterer hat eben dem Geruch die ihm gebührende Rolle durchaus zuerteilt.

---

1) A. a. O. S. 423.

2) Befruchtung der Blumen durch Insekten S. 429.

3) In einer Anmerkung macht Plateau Nägeli einen Vorwurf, dass er in „Entstehung und Begriffe der naturhistorischen Art“ S. 23 sagt: „Wir begreifen nun, warum es keine grünen Blumen giebt; sie würden in dem grünen Laub unbemerkt bleiben.“ Ich gebe zu, dass diese Aeußerung Nägeli's etwas unvorsichtig ist. Aber man muss bedenken, dass sie in einer öffentlichen Sitzung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, also vor großem Publikum gefallen ist, und es gehört sicherlich ein ungewöhnlicher Grad von Anmaßung dazu, wenn Plateau daraufhin sagt: „L'existence d'un grand nombre de fleurs entomophiles vertes ou verdâtres est si peu entrée dans le sommaire des banalités que des naturalistes de mérite semblent l'ignorer“. Er traut also in der That Nägeli zu, dass dieser die Blüten von *Vitis*, *Rhus*, *Euonymus*, *Rhamnus* u. s. w. nicht gekannt habe.

4) Rivista di Biologia generale Nr. 1—2, 4—5, Vol. III, Como 1901. Ich bemerke übrigens, dass ich hier Forel nach Plateau zitiere, was nach den mit letzterem gemachten Erfahrungen einigermaßen gefährlich ist. Sollte ich also Forel Unrecht thun, so ist dies nicht meine Schuld.

Im übrigen bin ich mit Forel über den Wert der Plateau'schen Arbeiten ganz einverstanden.

Und nun, nachdem Plateau selbst zugeben muss, dass die Augenfälligkeit der Blumen doch eine größere Rolle in der Anlockung spielt, als er gemeint hatte, komme ich auf eine seiner früheren, von mir bisher nicht besprochenen Arbeiten zurück, deren Ergebnisse er auch jetzt heranzieht und die mir auch Forel misszuverstehen scheint. Letzterer schreibt[1]): „Ici je suis d'accord, comme je l'ai dit, avec Plateau (et Bulman); ce qu'il y a d'étonnant c'est que tant d'auteurs puissent dépenser tant d'encre pour enfoncer une porte ouverte résumée clairement par Bulman, lorsqu'il dit qu'il n'importe pas d'un iota à l'Abeille (disons à l'Insecte) que la fleur soit bleue, rouge, rose, jaune, blanche ou verte; tant qu'il y a du nectar (disons ce qui convient à chaque espèce), cela lui suffit."

Plateau macht mit Recht geltend, dass die Thüren, die Forel so weit offen zu stehen scheinen, es in Wirklichkeit keineswegs sind, wie aus den Auffassungen von Müller, Lubbock, Delpino u. a. hervorgeht.

Auf welchen Wegen ist denn nun die Gleichgültigkeit der Bienen — um bei diesen zunächst zu bleiben — bisher bewiesen worden? In seinen „Nouvelles recherches sur les rapports entre les Insectes et les Fleurs, 2^{me} partie: „Le choix des couleurs par les Insectes[2])" giebt Plateau nach einer Uebersicht aller bisher hinsichtlich dieser Frage angestellten Experimente zu, dass die Ergebnisse untereinander nicht übereinstimmen. Die Versuche sind auf sehr verschiedene Weise angestellt worden. Die einen Beobachter arbeiteten mit Papier oder Zeug von verschiedener Farbe, auf welche mit oder ohne Glasbedeckung Honigtröpfchen aufgetragen waren, Müller bediente sich statt dessen natürlicher Blumenblätter, welche zwischen zwei Glasplatten eingeschlossen waren, andere zählten die Versuche auf verschiedenfarbigen natürlichen Blüten. Welche Methode ist nun zuverlässig? Ich will in Uebereinstimmung mit Plateau alle die Versuche mit künstlichen Stoffen, wozu übrigens vor allem seine eigenen mit nachgemachten Blumen gehören, von vornherein ausscheiden, weil sich gegen sie nur zu erhebliche Einwände machen lassen.

Müller's Methode hat nach Plateau den Grundfehler (défaut primordial), dass die Tiere, weil sie in den dargebotenen Glasplatten keine Blumen- oder Blätterorgane erkennen, sie nicht freiwillig besuchen, sondern an den Besuch vorher ge-

1) A. a. O. 3. partie p. 52. Ich zitiere wieder unter dem erwähnten Vorbehalt.

2) Extrait des mémoires de la Société Zoologique de France, 1899, S. 336—370.

wöhnt werden müssen. So schreibt Plateau 1899 (a. a. O. S. 353) und vergisst völlig, dass er zwei Jahre früher gesagt hat: „Ni **la forme** ni les couleurs vives des fleurs ne semblent avoir de rôle attractif important." Einmal also sollen die Insekten die Form nicht berücksichtigen, dann wieder soll diese eine wichtige Rolle spielen. Gerade wie es Plateau augenblicklich passt. Dass er sich selbst widerspricht, macht ihm gar nichts aus, wie ich es ihm schon einmal[1]) nachgewiesen habe.

Er selbst arbeitet infolgedessen nach anderer Methode, die auch G. W. Bulman angewendet[2]) und die beide Autoren zu gleichen Ergebnissen geführt hat. Nachdem er mit Recht angegeben, dass die Beobachtungen an Blumen verschiedener Farbe, die zugleich verschiedenen Pflanzenarten angehören, keine Beweiskraft haben, weil hier der Bau der Blüten, ihr Duft, ihr Nektar- oder Pollengehalt, die Unterbringung von Honig und Blütenstaub u. s. w. zu verschieden sind, um zuverlässige Vergleichszahlen zu geben, sagt er (S. 353): „Par conséquent, si l'on veut aboutir à l'aide d'une méthode à l'abri des objections ci-dessus, il n'existe qu'un seul moyen: observer les visites des Insectes à des fleurs de couleurs diverses constituant des variétés colorées d'une espèce. Dans ce cas, mais dans ce cas seulement l'influence exercée sur le choix de l'animal par le parfum, les qualités ou les facilités d'accès du nectar et du pollen se trouve écartée autant que possible et la couleur seule reste comme cause déterminante." So? Und woher weiß Plateau, dass verschiedenfarbige Blüten einer und derselben Pflanzenart im Duft, im Reichtum an Nektar und Pollen, in deren Geschmack u. s. w. vollständig gleich sind? Hat er noch niemals etwas von Korrelation gehört? Und wie stimmt seine angeführte Aeußerung mit dem von ihm selbst neun Seiten später angeführten Faktum, wo er von *Zinnia elegans* angiebt: „Mes exemplairs plantés en ligne offraient en mélange des capitules roses, rouges écarlates, jaunes et blancs. Les capitules jaunes étaient en général plus riches en pollen que les autres, ce qui explique un certain écart en leur faveur?" Da haben wir also die Korrelation, und zum zweiten Mal hat Plateau sich selbst widersprochen ohne es zu merken[3]).

---

1) A. a. O. S. 422.

2) On the supposed selective action of Bees on Flowers. The Zoologist XIV. 3. sér. p. 422, 1890. Zitiert nach Plateau.

3) Es ist auch wohl der Erwähnung wert, dass sich aus dem Umstande, dass bei gleichgestalteten Blumen die Farbe für die Blütenbesucher eine verhältnismäßig geringe Rolle spielen oder sogar gleichgültig sein kann, auf einem sehr ausgeprägten Formensinn der Insekten schließen lässt. Damit wäre wieder zu vergleichen: „Ni la forme etc."

Meiner Ueberzeugung nach liefern Beobachtungen an verschiedenfarbigen, natürlichen Blumen, gleichgültig ob sie verschiedenen Arten oder nur verschiedenen Varietäten einer und derselben Art angehören, überhaupt keine einwandsfreien Ergebnisse, weil eben hier die vollkommene Gleichheit aller übrigen Verhältnisse nicht kontrolliert werden kann und weil bekanntlich angeerbte Gewohnheiten der Insekten, ob sie z. B. verborgenen oder offen liegenden Honig oder Pollen bevorzugen, auch eine wichtige Rolle spielen. Diese Beobachtungen können infolgedessen höchstens einen vorläufigen Wegweiser abgeben, worauf man zu achten hat. Die vorher erwähnten Experimente Müller's sind darum bis jetzt die bei weitem zuverlässigsten, denn bei ihnen und bei ihnen allein sind in der That alle sonstigen Verhältnisse gleich und nur die Farbe ist verschieden. Plateau's Einwand, dass bei ihnen die Insekten erst an den Besuch der Glasplatten gewöhnt werden müssen, ist — die Richtigkeit der Thatsache an sich zugegeben — darum nicht stichhaltig, weil diese Bedingung für die betreffenden Tiere ebenfalls gleich ist. Diese Müller'schen Versuche haben aber eine statistisch nachweisbare Auslese der Blumenfarben ergeben, wenn sie auch über die Qualität der Farbenempfindung, wie z. B. über die Frage, ob das Bienenauge die verschiedenen Partien des Spektrums etwa so wie das Auge eines total Farbenblinden nur in verschiedenen Abstufungen von Hell und Dunkel erblickt, selbstverständlich nichts entscheiden.

Wenn also Plateau am Schlusse seiner letzten Arbeit sagt: „Je remercie l'auteur (scil. A. Forel) de m'avoir donné l'occasion de prouver que, même en supposant toutes les critiques qu'il ne me ménage pas absolument fondées, les résultats de mes études sur les rapports entre les Insectes et les fleurs ne sont pas aussi nuls que d'aucuns le prétendent et conduisent bien à la négation de cette partie de la théorie florale d'Hermann Müller et de son école, qui attribue à l'éclat des fleurs, à leurs couleurs plus ou moins vives, un rôle important dans l'attraction des Insectes assurant la fécondation," so befindet er sich in einem wenig beneidenswerten Zustande von Selbsttäuschung. Denn seine ganze Ergebnisse sind thatsächlich von A bis Z nichtig und beweisen nicht das mindeste gegen Müller, ja sie enthalten überhaupt nichts, was Müller nicht schon gewusst und ausgesprochen hätte. Der jetzt verschämt angetretene Rückzug Plateau's muss — es kann nicht anders kommen — allmählich in Flucht ausarten. Der letzte Hauch von Ross und Mann muss eingesetzt werden, um diese schließlich zur gänzlichen débâcle zu machen. **Kienitz-Gerloff.** [58]

Variation und Selektion.

Eine Kritik der Gründe, die Wettstein für die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften vorbringt.

Von Robert von Lendenfeld.

(Schluss.)

Mit Hilfe dieser meiner, also formulierten Auffassung der Variation und Selektion will ich nun die von Wettstein für das Vorkommen einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften vorgebrachten Gründe prüfen. Wettstein hat zumeist Fälle aus dem Pflanzenreiche vorgeführt. Ich will aber, da ich Zoologe bin, soweit das möglich ist, nicht diese botanischen Fälle selbst, sondern parallele Fälle aus dem Tierreiche kritisieren.

Wettstein weist auf die Thatsache hin, dass die vikariierenden Pflanzenarten an den Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete durch nicht hybride Uebergangsformen verbunden sind, welche dieselbe Konstanz der Merkmale zeigen wie die Arten, die sie verbinden, und er meint, dass diese Uebergangsformen nur durch die Vererbung individuell erworbener, somatischer Eigentümlichkeiten hervorgebracht worden sein könnten. Aehnliche konstante Uebergangsformen kommen auch im Tierreiche vor. Die Landvögel und Käfer der Galapagosinseln sind südamerikanischen ähnlich, aber doch zumeist (die nicht besonders gut fliegenden) spezifisch von ihnen verschieden. Auf den einzelnen Inseln der Gruppe leben vikariierende Arten dieser Käfer und Vögel, die sich untereinander nur wenig, wohl aber beträchtlich von den nächsten Verwandten am südamerikanischen Kontinent unterscheiden. Betrachten wir eine solche Artgruppe und vergleichen wir diejenige vikariierende Form derselben, welche sich am meisten von den südamerikanischen Verwandten unterscheidet, mit diesen, so erscheinen die anderen, von der südamerikanischen weniger verschiedenen, vikariierenden Arten dieses Formenkreises als solche konstante Uebergänge zwischen beiden. Die zwischen diesen, zum Teil sehr wenig, zum Teil etwas mehr voneinander abweichenden vikariierenden Arten bestehenden Unterschiede beruhen offenbar auf den, in den verschiedenen Inseln in geringem Maße verschiedenen äußeren Umständen, welche umgestaltend auf die Keimzellenreihen der auf denselben lebenden Artangehörigen eingewirkt haben. Es ist wohl sicher, dass diese Vögel und Käfer vom südamerikanischen Kontinent nach den Galopagosinseln eingewandert sind. Die Nachkommen des zuerst angekommenen Paares werden sich zunächst über die Insel, auf welcher dieses gelandet war und später auch über die anderen Inseln ausgebreitet haben, und durch die zwischen den einzelnen Eilanden gelegenen Meeresteile dann um so vollkommener getrennt worden sein, je breiter diese sind. Auf die in diesen Paaren enthaltenen Keimzellen und auf alle weiter-

hin aus denselben hervorgegangenen Keimzellenreihen werden die spezifischen Umstände dieser Insel extranëisch direkt und indirekt eingewirkt und Variationen in denselben hervorgebracht haben. Diese Variationen sind es dann, welche in den Unterschieden der diese Inseln bewohnenden, vikariierenden Arten zum Ausdruck kommen. Sie sind also als extranëische Variationen, nicht aber als Ergebnisse einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften aufzufassen.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den von Wettstein als Belege für die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften angeführten „Kalk- und Kieselpflanzen". Bei diesen wird ja doch gewiss die Beschaffenheit des Bodens einen Einfluss auf die chemische Natur des Saftes haben, der in ihnen emporsteigt und dieser wird die, in diesen Pflanzen lebenden Keimzellenreihen verschiedentlich beeinflussen und dieselben bei langdauernder Einwirkung direkt oder indirekt so verändern, dass sie verschiedene Pflanzensomata erzeugen. Auch diese sind nichts anderes als extranëische Variationen.

Auch die Entstehung nahe verwandter Arten von parasitischen Blütenpflanzen und von ernährungsphysiologischen Rassen parasitischer Pilze wird von Wettstein unter Zuhilfenahme der Vererbung individuell erworbener Eigenschaften erklärt. Im Tierreich giebt es noch weit mehr derartig verwandte, dem Leben auf oder in verschiedenen Wirten angepasste Arten, beziehungsweise Rassen von Parasiten. Hat ja doch ein jedes Tier seine Schmarotzer und unterscheiden sich doch die auf verschiedenen Wirten lebenden Arten derselben Gattung gewöhnlich nur in Bezug auf diejenigen Organe, welche zum Wirte in Beziehung treten. Mir scheint es nun, dass die Entstehung derjenigen Merkmale, durch welche sich die Vertreter der verschiedenen Arten beziehungsweise Rassen solcher Parasitengattungen voneinander unterscheiden, am allerwenigsten durch die Annahme der Vererbung individuell erworbener Eigenschaften erklärt werden könne. Die Variationen, welche zur Erzeugung dieser Merkmale führen, werden zumeist auf einer Einwirkung des betreffenden Wirtes auf die Keimzellen des Parasiten beruhen und extranëisch indirekte Variationen sein, deren Ausbildung dann, ihrer Nützlichkeit wegen, durch die Selektion wesentlich gefördert wurde.

Die als Krummholz bezeichnete Vegetation im Gebirge an der oberen Grenze des hochstämmigen Waldes soll nach Wettstein in folgender Weise hervorgebracht werden: Die Kürze der Vegetationsperiode, in welcher die Gebirgspflanzen sich zu ernähren und zu wachsen vermögen, bewirkt eine Schwächung der mechanischen Systeme des Soma, eine Verkürzung des Stammes, und diese, also individuell erworbene Eigenschaft wird dann vererbt. Sehr gut lässt sich mit dem

Hochwalde und dem Krummholz unserer Gebirge die Fauna der Korallriffe vergleichen. Denn wie in der Hochregion Sturm und Schnee alle aufstrebenden und zarten Gebilde zerbrechen, so vernichtet die ununterbrochene Brandung an der äußeren Riffkante alle nicht durch besonders massige und schwere Skelette geschützten Organismen. Während in der Lagune, wo das Wasser weniger bewegt ist, zarte und reich verästelte, aufrechte Korallenstöcke, welche den hochstämmigen Bäumen des Thalwaldes entsprechen, angetroffen werden, bilden die massigen und schweren, dem Krummholz vergleichbaren Poritiden etc. die Fauna der äußeren Riffkante. Bei den Korallen liegen aber bezüglich der Ernährung und des Wachstums gerade umgekehrte Verhältnisse wie beim Krummholz vor, denn es gedeihen die niederen und besonders widerstandsfähigen, dem Krummholz vergleichbaren Formen gerade an jenen Stellen, wo die Ernährungsbedingungen die günstigsten sind. Der Krummholzcharakter der Korallen der äußeren Riffkannte kann also nicht durch mangelhafte Ernährung hervorgebracht werden. Wenn wir es bei diesen Korallen überhaupt mit der Vererbung erworbener Eigenschaften zu thun hätten, könnten diese Eigenschaften doch wohl kaum etwas anderes als die fortwährend durch die Brandung erzeugten Beschädigungen sein, welche diesen Tieren, schließlich die Bildung hochaufstrebender Teile abgewöhnt hätten. Nun aber sagt Wettstein ausdrücklich, dass Verstümmelungen überhaupt nicht vererbt werden. Da nun bei den Korallen der äußeren Riffkante ungünstige Ernährungsbedingungen nicht vorliegen, und da nach Wettstein Verstümmelungen nicht vererbt werden, kann weder die Vererbung der ersteren noch der letzteren die Ursache des krummholzartigen Charakters dieser Korallen sein. Die Merkmale der Korallen der Riffkante können überhaupt nicht durch eine Vererbung individuell erworbener Eigenschaften entstanden sein. Sie sind vielmehr durch amphimiktische oder extranëische Variationen zu stande gebracht und — dafür zeugt ihre Nützlichkeit — von der Selektion festgehalten und weiter ausgebildet worden. Ich wäre auch geneigt zu glauben, dass die ausgezeichnete Anpassung des Krummholzes an die besonderen Verhältnisse der Hochregion ebenfalls der amphimiktischen Variation und der Selektion zuzuschreiben ist.

Auch die Rückbildung von nutzlos gewordenen Organen in aufeinanderfolgenden Generationen führt Wettstein als einen Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften an. Das ist nun eine Sache, mit der ich mich schon viel beschäftigt habe. In der That scheint diese Rückbildung ganz besonders für eine Vererbung somatischer Variationen zu sprechen. Wie Wettstein richtig bemerkt, kann kein Zweifel darüber bestehen, dass Nichtgebrauch eines Organes eine somatische Variation (Rückbildung) dieses Or-

ganes zur Folge zu haben pflegt. Diese individuelle Rückbildung ist eine adaptive, extranëische Variation des Soma. Sie verursacht Veränderungen der Säfte oder anderer Teile. Diese Veränderungen wirken auf die Keimzellen ein und bringen in ihnen indirekte extranëische Variationen hervor. Die letzteren kommen dann in den aus jenen Keimzellen hervorgehenden Somata in Gestalt von Abweichungen von der Jugendform des Vorfahrs zum Ausdruck. So weit stimmen wir überein. Wenn aber nun gesagt wird, dass diese Aenderungen der Nachkommen jenen des elterlichen Soma, welche ihr Zustandekommen veranlassten, gleichen, so muss ich bemerken, dass keinerlei Grund für eine solche Annahme vorliegt.

Oben habe ich bemerkt, dass lange gleichbleibende äußere Verhältnisse wohl auch den Keimzellen — ebenso wie den Somazellen — die Fähigkeit, adaptiv zu variieren, anzüchten könnten. Nun ist jedenfalls der Nutzen der Sparsamkeit ein Verhältnis, das sehr lange, man kann sagen immer, auf die Keimzellen eingewirkt hat. Es könnte daher dieses Verhältnis auf teilweise selektivem Wege den Keimzellen aller vielzelligen Organismen eine ökonomische Tendenz angezüchtet haben, welche in der Weise zum Ausdrucke gebracht wird, dass alle Organe überhaupt insofern sie nicht von irgend einer anderen, auf sie einwirkenden Variationsursache beeinflusst werden, in den aufeinanderfolgenden Generationen von Somata durchschnittlich um ein geringes (die Scheitelvertikale liegt jedenfalls immer innerhalb dieses ökonomischen Variationskegels) weniger weit ausgebildet werden. So lange ein Organ nützlich ist, wird, da die durch die ökonomische Tendenz bewirkte Abänderung eine sehr unbedeutende ist, die Selektion verhindern, dass hierdurch eine thatsächliche Rückbildung desselben veranlasst wird. Sobald es aber nutzlos geworden ist und von der Selektion daher nicht mehr beeinflusst werden kann, wird jene nun allein wirkende ökonomische Tendenz zu einer Rückbildung desselben in aufeinanderfolgenden Generationen von Somata führen. Diese Rückbildung wird wohl manchmal dasselbe Ergebnis haben wie die individuelle, infolge des Nichtgebrauchs desselben Organs zu stande kommende Rückbildung und so eine Vererbung dieser individuell erworbenen Rückbildung vortäuschen. Sie steht aber mit ihr in keinerlei kausalem Zusammenhang. Die (unbekannten) wirklich von der individuellen somatischen Rückbildung verursachten indirekten extranëischen Variationen der Nachkommen haben mit jener Wirkung der ökonomischen Tendenz der Keimzellen nichts zu thun. Die ganz allgemeine Verbreitung der Erscheinung, dass nutzlose Organe in aufeinanderfolgenden Generationen von Somata immer weniger weit ausgebildet zu werden pflegen, und besonders die Thatsache, dass sich diese Rückbildung geradeso bei Organen, die, wie das äußere Ohr, die Haare

u. dergl. kaum einer durch Gebrauch oder Nichtgebrauch hervorgebrachten individuellen Abänderung unterworfen sind, wie bei solchen findet, die sich infolge von Nichtgebrauch individuell rückbilden, weist darauf hin, dass wir es hier in der That mit so einer nützlichen, im Laufe der phylogenetischen Entwickelung zu stande gebrachten ökonomischen Tendenz der Keimzellen und nicht mit einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften zu thun haben. In Fällen, in denen die (nicht amphimiktischen) Variationsursachen eine so starke Variation bewirken, dass die Konstanzvertikale außerhalb des Variationskegels zu liegen kommt, kann es geschehen, dass ein nicht gebrauchtes Organ in aufeinanderfolgenden Generationen trotz der (stets ganz unbedeutenden) Tendenz, solche Organe stetig zu verkleinern, immer größer wird.

Die Thatsache, dass Bakterien durch Veränderungen des Nährbodens abgeändert werden und dass die hieraus resultierenden Variationen sich auch dann längere Zeit unverändert erhalten, wenn jene Eigentümlichkeit des Nährbodens, die sie ursprünglich veranlasste, aufgehört hat, auf dieselben einzuwirken, wird ebenfalls als ein Grund für das Vorkommen einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften angeführt. Diese Erscheinung ist nun allerdings zweifellos ein Fall von Vererbung individuell erworbener Eigenschaften, aber es sind das nicht von einem Soma, sondern von den, die Bakterien selbst bildenden Zellreihen erworbene Eigenschaften. Und da die Bakterien Protisten sind und daher den Keimzellen der Metazoen und vielzelligen Pflanzen gleichgestellt werden müssen, wirft diese Thatsache keinerlei Licht auf die Frage, ob Eigenschaften, die von dem Soma erworben werden, gleichsinnig auf die Keimzellen übertragen werden können. Aus einer Anmerkung, die Wettstein hierzu macht, geht hervor, dass er dies auch selbst anerkennt. Ganz das gleiche gilt für die Hefen, bei denen durch Kultur bei höherer Temperatur eine asporogene Rasse erzeugt werden kann. In beiden Fällen haben wir es mit direkten extranëischen Variationen der einfachsten Art zu thun.

Die Veränderungen, welche an Kulturpflanzen auftreten, wenn sie in eine andere Gegend, in der andere Verhältnisse herrschen, verpflanzt werden, verschwinden nicht sofort wieder, wenn man dann die Nachkommen dieser also abgeänderten Pflanzen in ihre ursprüngliche Heimat zurückbringt. Hieraus zieht Wettstein den Schluss, dass wir es hier mit einer Vererbung der an jenem neuen Standorte individuell erworbenen Eigenschaften des Soma zu thun haben. Mir scheint, dass wir es hier mit extranëischen, direkten oder zum Teil auch indirekten Variationen der Keimzellen zu thun haben, welche durch die Verhältnisse des neuen Standortes zu stande gebracht worden sind und sich — geradeso wie bei den oben erwähnten variierten Bakterien — noch eine zeitlang,

nachdem diese Verhältnisse aufgehört haben einzuwirken, erhalten. Die während dieser Zeit aus jenen Keimzellen hervorgehenden Somata gleichen dann natürlich der in dem anderen Standorte entstandenen Rasse, die nach dieser Zeit aus ihnen hervorgehenden Somata dagegen gleichen wieder der Stammart. Ich muss gestehen, dass nach meiner Meinung diese Erscheinung viel eher als ein Beweis für die Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften des Soma, denn als Beweis für das Vorkommen einer solchen Vererbung angesehen werden könnte.

Auch die Ergebnisse von Cieslar's Untersuchungen über das Verhalten von Waldbäumen verschiedener Samenprovenienz wird als Beweis für eine Vererbung individuell erworbener Eigenschaften angeführt. Die Bäume (Fichten und Lerchen) höherer Regionen, in denen eine niedrigere Temperatur herrscht, wachsen langsamer als die Bäume des Tieflandes, wo eine höhere Temperatur herrscht. Werden Samen von Bäumen, welche auf der Höhe gewachsen sind, im Tiefland gepflanzt, so wachsen die aus ihnen hervorgehenden Bäume langsamer als solche, die Samen entstammen, welche von Bäumen des Tieflandes herrühren. Das kann doch wohl nur die Folge einer in der höheren Region durch die niedere Temperatur bewirkten direkten extranëischen Variation der Keimzellen sein, nicht aber ein Fall von Vererbung einer vom Soma infolge der kürzeren Vegetationsperiode erworbenen Eigenschaft.

In allen diesen Fällen wird zunächst die Keimzellenreihe durch die äußeren Einflüsse extranëisch variiert, und hernach treten infolge dieser Variation der Keimzellen neue Merkmale in den Somata, die aus diesen Keimzellen hervorgehen, auf, so dass es sich also um Eigenschaften handelt, die von den Keimzellen erworben und auf die Somata übertragen werden und nicht um Eigenschaften, die von den Somata erworben und auf die Keimzellen übertragen werden. Und so werden wohl auch die besonderen Merkmale der in den Gärten kultivierten *Gentiana acaulis*, insoweit sie nicht bloße direkte individuelle Variationen sind, der somatische Ausdruck von Variationen der Keimzellenreihen sein, welche direkt oder indirekt durch die Einwirkung der Ortsverhältnisse extranëisch zu stande gebracht worden sind.

Dem Einwande der Undenkbarkeit und Unerklärbarkeit einer Vererbung individuell erworbener Merkmale begegnet Wettstein mit der Bemerkung, dass dieser Vorgang zwar unerklärlich ist, dass wir aber in der Korrelation einen, mit diesem vielleicht vergleichbaren Vorgang haben, der ebenso unerklärlich erscheint, dessen Vorkommen aber trotzdem eine unumstößliche Thatsache ist. Die im Tierreiche auftretenden Korrelationen scheinen mir kaum mit jenem Vorgange vergleichbar zu sein, der, nach der Auffassung der Neo-Lamarckisten, zu einer, der Veränderung des Soma entsprechen-

den Variation der Keimzellen führen soll; sie pflegen sich vielmehr gerade durch ihre große Verschiedenartigkeit auszuzeichnen und auch die von Wettstein aufgeführten Korrelationen in den Pflanzen tragen keinen gleichsinnigen Charakter an sich. Mir scheint daher die Berücksichtigung der Korrelationserscheinungen kaum zur leichteren Verständlichkeit einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften beizutragen.

Wir sehen, dass die im obigen behandelten Abänderungen der Organismen in aufeinanderfolgenden Generationen auf Variation der Keimzellen und zum Teil auch auf Selektion beruhen. Die Keimzellenvariationen, welche sie in erster Linie veranlassen, sind verschiedener Art. Die extraneïsch indirekten werden zwar wohl durch das Soma vermittelt, stehen aber mit den individuellen Abänderungen des Soma nicht in einem kausalen Zusammenhang von der Art, dass sie das Auftreten von Merkmalen in den Nachkommen veranlassen würden, welche den vom elterlichen Soma individuell erworbenen ähnlich wären. Die durch sie verursachten Variationen können nie als eine Vererbung individuell erworbener Eigenschaften aufgefasst werden, auch dann nicht, wenn sie in den Nachkommen ein Merkmal hervorbringen, welches einem, im elterlichen Körper durch individuelle, somatische Variation entstandenem Merkmale gleicht. (Rückbildung der Augen der Höhlentiere.)

Ich kann sagen, dass die Prüfung dieser, von Wettstein aufgeführten Erscheinungen wesentlich zur Klärung meiner descendenztheoretischen Vorstellungen beigetragen hat; meine Auffassung, dass individuell erworbene Eigenschaften des Soma nicht vererbt werden, ist durch dieselbe aber nicht nur nicht erschüttert, sondern im Gegenteile noch befestigt worden.

Wettstein tritt warm für das Vorkommen einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften ein und misst derselben einen bedeutenden Einfluss auf die Ausgestaltung der Organismen im Laufe ihrer phylogenetischen Entwickelung bei. Er wendet jedoch für den damit verbundenen Begriff nicht immer diesen Ausdruck, sondern öfter den Ausdruck „direkte Anpassung“ an. In einer Anmerkung (26) führt er mehrere Synonyme für die „direkte Anpassung“ auf und bemerkt, dass er sich diesen Ausdruckes — weil er doch eigentlich nicht das Richtige besagt — nur mit einem gewissen Widerstreben bediene. Wenn man diese Anmerkung liest, so spürt man es deutlich, wie vag und unbestimmt der mit den Worten „direkte Anpassung“ verbundene Begriff ist. Auch Wettstein hat das gefühlt und es daher für nötig befunden, den Ausdruck „direkte Anpassung“ zu definieren. Er sagt (l. c. p. 11, 12): „Unter direkter Anpassung versteht der Lamarckismus die Fähig-

keit der Individuen unter den jeweilig herrschenden Verhältnissen zweckmäßige Veränderungen zu erfahren und die so erworbenen Eigentümlichkeiten zu vererben."

Wenn man nun diese Definition von meinem, oben dargelegten Standpunkte aus betrachtet und meine Terminologie auf dieselbe anwendet, so ändert sich die Bedeutung des Begriffes der direkten Anpassung, je nachdem man unter „zweckmäßige Veränderungen" adaptive, indirekte, extranëische Variationen allein, oder außer diesen auch noch andere Variationen versteht, und je nachdem man mit dem Worte „Individuen" die Somata allein oder die Somata samt den in ihnen fortlebenden Keimzellen bezeichnet.

Die Unterschiede zwischen der Auffassung Wettsteins und der meinigen beruhen, wie ich glaube, größtenteils darauf, dass diese direkte Anpassung, je nachdem man sie von diesem oder von jenem Gesichtspunkte aus betrachtet, verschiedene Bedeutungen erlangt, dass sie das eine Mal als ein schärfer begrenzter, das andere Mal als ein mehr dehnbarer Begriff erscheint. Diese Unterschiede wären demnach viel mehr formaler als materieller Natur und es bestünde im Grunde eine weit größere Uebereinstimmung zwischen uns, als es äußerlich den Anschein hat.

Ich hoffe, dass diese kritische Betrachtung dazu beitragen werde, die trennend zwischen der Wettstein'schen und der meinigen stehende Verschiedenheit der Ausdrucksweise zu beseitigen und hierdurch die — jetzt verhüllte — innere Uebereinstimmung unserer Auffassungen an den Tag zu bringen. [49]

Die Augen der Tiefseekrabben.

Von F. Doflein.

Unter allen Tieren mit Facettenaugen sind die Brachyuren den verschiedenartigsten Lebensbedingungen ausgesetzt. Sie leben in der Brandung des Meeres, am Sandstrand, auf den Felsen und Korallenriffen, im Süßwasser von Seen und Bächen, auf dem Lande im tropischen Urwald. Im Meere sind sie von der Oberfläche bis in sehr große Tiefen verbreitet. Dem entspricht eine große Mannigfaltigkeit des Baues der Tiere, und wir können von vornherein erwarten, dass sich viele interessante Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise werden feststellen lassen.

Seit einiger Zeit beschäftige ich mich mit der Untersuchung solcher Wechselbeziehungen bei Crustaceen, und ich beabsichtige, in der vorliegenden Abhandlung einige Befunde mitzuteilen, welche ich speziell an den Augen der Brachyuren gehabt habe.

Die Augen der Krabben zeigen zwar schon bei der Betrachtung der äußeren Morphologie große Verschiedenheiten. Die Mannigfaltigkeit im inneren Bau ist aber noch viel größer, als man bei äußerlicher Betrachtung annehmen möchte.

Wenn wir die so verschieden gebauten Augen studieren und nach den gefundenen Bautypen in Gruppen ordnen, so zeigt es sich, dass diese Gruppen sehr wenig Beziehungen zu den Gruppen des Systems haben; vielmehr können Angehörige der verschiedensten Familien ähnlichen Bau der Augen besitzen, wenn sie den gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind.

Als Organe der Lichtempfindung sind die Augen am meisten vom Licht abhängig, und so können wir denn voraussetzen, dass die Brachyuren der lichtlosen Tiefsee anders geartete Augen besitzen werden, als diejenigen der sonnendurchleuchteten Strandregion.

Thatsächlich hat man auch in der Tiefsee Formen gefunden, deren Augen von denen aller anderen verwandten Formen verschieden waren, mit Ausnahme von denjenigen, welche an ebenfalls lichtlosen Orten: Höhlen, tiefen Brunnen u. s. w. leben.

Solche Formen hat man seit den Anfängen der Tiefseeforschungen speziell als Tiefseekrabben bezeichnet, wobei es aber nicht unbeachtet blieb, dass in den gleichen Tiefen auch Formen vorkommen, deren Sinnesorgane bei den angewandten Methoden keine Besonderheiten erkennen ließen.

Ich will in dieser vorläufigen Veröffentlichung meiner Resultate nicht näher auf die Litteratur eingehen, obwohl sie recht knapp und aphoristisch ist. Hervorheben möchte ich aber, dass stets nur die äußeren Verhältnisse berücksichtigt wurden, der feinere Bau aber ununtersucht blieb. So giebt Smith (1886) in seiner Uebersicht der Tiefseedekapoden des Nordatlantik nur eine Darstellung der äußeren Charaktere ihrer Augen. Er fand bei den ihm vorliegenden Arten sowohl Augen mit normaler Cornea und dunkler Pigmentierung, als auch Augen, welche zwar normal pigmentiert erschienen, aber viel kleiner und facettenärmer waren, als diejenigen verwandter Flachwasserformen. Ferner fand er Augen, welche statt mit schwarzem, mit farbigem Pigment versehen oder ganz blass waren. Und schließlich fand er Augen, denen die bilderzeugenden Elemente bei äußerlicher Prüfung zu fehlen schienen und denen er infolgedessen eine rudimentäre oder abgeänderte Funktion zuschreibt.

Bei manchen Tiefseeformen fand er auch bei farbiger oder ganz blasser Pigmentierung statt der Minderung eine bedeutende Vermehrung der „Sehelemente“, also der Augenkeile.

Eine Ursache für die Erscheinung, dass oft Formen mit gut ausgebildeten Augen in größeren Tiefen vorkommen, als solche mit rudimentären Augen, sucht Smith darin, dass die größeren Tiefen meist klareres Wasser über sich haben sollen, als die geringeren Tiefen, welche oft in Landnähe sind; so soll nach seiner Auffassung in der Mitte des Ozeans mehr Licht in Tiefen von 3600 m dringen, als an den Kontinentalrändern in Tiefen von 400—800 m. Es wird

dies wohl kaum richtig sein. Es könnte eventuell annähernd auf die Stellen zutreffen, von denen zufällig das Material Smith's stammte.

Aber wir können unmöglich einen ausreichenden Erklärungsgrund darin finden, wenn wir bedenken, dass nicht selten der gleiche Netzzug aus der gleichen Tiefe Formen mit rudimentären und solche mit hoch ausgebildeten Augen heraufbringt; diese haben also unter den gleichen Lebensbedingungen nebeneinander gelebt.

Chun hat in seiner hochinteressanten Atlantisarbeit (1896), die weitgehenden Anpassungen der Augen von pelagischen Tiefseekrebsen nachgewiesen. Ich werde öfter Gelegenheit haben, auf seine schönen Untersuchungen im Detail zurückzukommen; an dieser Stelle will ich aber nicht näher auf sie eingehen, denn seine Arbeit enthält nur wenige Andeutungen über den Bau der Augen bodenbewohnender Formen. Diese verhalten sich aber ganz verschieden von den pelagischen Formen; und ich habe in dieser Arbeit mich gerade deswegen auf die bodenbewohnenden Krabben beschränkt, da sie viel mehr an ihren Wohnort und seine Einwirkungen gefesselt sind, als die wanderfähigen Schizopoden und Sergestiden, von denen Chun handelt.

Ich habe daher auch darauf verzichtet, andere Formen als Brachyuren in die Betrachtung hineinzuziehen, Tiere anderer Stämme oder niedere Crustaceen. Ich habe es sogar für gut gehalten, die Tiefseeformen unter den Anomuren, Macruren und Garneelen zunächst unberücksichtigt zu lassen, da ich glaube, dass es der Exaktheit der Schlüsse nützen wird, wenn die Betrachtung zunächst nur auf ein engeres Verwandtschaftsgebiet ausgedehnt wird, wie es die Brachyuren darstellen (Dromiiden, Oxystomen und Brachyuren im engeren Sinne).

Bisher wurden an den Augen von Tiefseekrabben in der Litteratur nur Rückbildungserscheinungen registriert, man bezeichnete sie als

1. Rückbildung ganz allgemein;
2. Pigmentarmut oder Pigmentlosigkeit;
3. Nachtstellung des Pigmentes;
4. Verringerung der Zahl der Facettenglieder (= Augenkeile);
5. Rückbildung der Facetten (*Cornea*);
6. Größe der wenigen Facetten;
7. Schwund der Beweglichkeit durch Verwachsung des Augenstiels mit den benachbarten Teilen des Cephalothorax.

Wenn ich zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehe, so muss ich zunächst hervorheben, dass ich bei keiner der untersuchten Formen, auch wenn sie aus relativ geringen Tiefen stammten (100—150 m), Augen von der gleichen Ausbildung fand, wie bei den verwandten Flachwasserformen; vorausgesetzt, dass es sich nicht um Oberflächenformen handelte, deren massenhaftes Vorkommen an der Oberfläche längst bekannt war und welche als vereinzelte Stücke ge-

legentlich in einiger Tiefe gefunden wurden. Oft war die Abweichung eine geringe, aber man konnte sofort erkennen, dass die betreffenden Tiere nicht die Gewohnheit hatten, im hellen Sonnenschein zu leben.

Ein fast ganz regelmäßiges Vorkommen ist die Vergrößerung des Querdurchmessers der Corneafacetten und Krystallkegel; dagegen ist der Durchmesser der Krystallkegel in der Längsachse stets ein geringerer als bei Oberflächenformen. Keine Form hat so zahlreiche, kleine Augenkeile wie viele Oberflächenformen. Auch die Pigmentierung ist stets abweichend von derjenigen der Oberflächenformen; dunkles Pigment kommt zwar vor, aber keine Form hat das charakteristische pechschwarze Pigment der Strandformen.

Im übrigen ist die Mannigfaltigkeit ein sehr große; doch kann man im wesentlichen zwei Reihen unterscheiden:

1. rückgebildete Augen; 2. angepasste Augen (Dämmerungsaugen).

Da es uns an dieser Stelle nur um die Gesetzmäßigkeit in den Erscheinungen zu thun ist und die Detailbeschreibung der vielen einzelnen Formen in den „Ergebnissen der deutschen Tiefsee-expedition Band VI“ gegeben und illustriert werden soll, so will ich hier nur einige typische Formen herausgreifen.

Die geringste Abänderung zeigt sich bei solchen Augen, bei denen die Größe der Facetten noch nicht erheblich gesteigert ist; Iris und Retinapigment sind vorhanden, wenn auch in verringerter Menge und nicht so schwarz wie bei den Flachwasserformen, deren Augen sonst den besprochenen sehr ähnlich sind. Eines scheint mir aber sehr bemerkenswert: zu welcher Tageszeit nach dem Fangverzeichnis der Expedition das Tier auch gefangen wurde, stets finden wir das Iris- und Retinapigment in der charakteristischen Nachtstellung; es ist stets so angeordnet, dass die Retinulae vollkommen frei von ihm sind. Wenn wir auch wissen, dass die Pigmentverschiebung in den Augen der Crustaceen sehr langsam vor sich geht, so scheint mir doch die Regelmäßigkeit des Befundes zu der Vermutung zu berechtigen, dass die Fähigkeit der „Blendenverschiebung“ bei diesen Augen verloren gegangen ist, dass sie in Nachtstellung fixiert sind. Als Beispiel für diesen Augentypus nenne ich *Cyrtomaia suhmi* Miers.

Von solchen Augen können wir beide der obenbezeichneten Reihen ableiten.

Wenn wir die Reihe der in irgend einer Weise rückgebildeten Augen betrachten, so können wir zwei Gruppen unterscheiden.

1. Deutlich pigmentierte Augen, welche sämtlich noch die einzelnen Elemente der Augenkeile bewahrt haben;

2. pigmentlose Augen, deren Augenkeile bei manchen Formen noch vollständig sind, bei anderen aber sich einer Veränderung unterworfen zeigen, bei deren extremsten Stufen wir kaum mehr das Recht haben, die betreffenden Organe als lichtperzipierende zu betrachten.

Zu den pigmentierten Augen der ersten Gruppe gehören diejenigen von *Ethusina abyssicola*. Die Rückbildung an diesen Augen ist erkennbar an der geringen Anzahl von Augenkeilen, an der fixierten Anordnung des Pigments und an der Vereinfachung des vermittelnden Nervenapparates (Fig. 1).

Ethusina abyssicola ist unter allen Brachyuren diejenige Form, welche die größten Tiefen bewohnt. Sie wurde schon in Tiefen von über 4000 m gefunden. Die Augen sind relativ sehr klein; sie haben ihre Beweglichkeit verloren, indem ihre Stiele an der Basis mit den benachbarten Teilen des Cephalothorax verwachsen sind.

Betrachten wir das Auge von außen, so sehen wir, dass die facettierte Region nur einen geringen Teil der Augenoberfläche einnimmt.

Wir sehen ferner, dass diese Region auch im Innern deutlich dunkel gefärbt ist; machen wir das Auge durchsichtig, so können wir sogar eine recht reichliche Pigmentierung feststellen. Auch sehen wir dann, dass der Ganglienkomplex einen sehr schmächtigen Strang darstellt, ganz im Gegensatz zu den Augen von Flachwasserformen, bei denen er ja den größten Teil des Stiels ausfüllt. Auf Schnitten erkennen wir ein sehr dickes Chitin, welches den Augenstiel einhüllt; auch in der Region der Cornea ist es sehr dick, die einzelnen Corneafacetten sind nach außen nicht abgegrenzt, vielmehr ist die äußere Kuppe des Augenstiels vollkommen glatt; doch entspricht innen jedem Krystallkegel eine nach innen konvex vorspringende Wölbung des zugehörigen Teils der Cornea.

Fig. 1.



Schnitt durch das Auge von *Ethusina abyssicola*.

Die Krystallkegel sind kurz und jeder ist von einem scharf abgegrenzten Pigmentmantel umgeben (Irispigment).

Die kurzen, schlanken Rhabdome sind ganz unpigmentiert; dagegen ist das Pigment hinter der Membrana fenestrata in dicken Massen angehäuft. Da umgiebt und bedeckt es den distalen Teil der zum Ganglion ziehenden Nervenstränge vollkommen. Gegenüber anderen Brachyurenaugen zeichnet sich dasjenige von *Ethusina* ferner dadurch aus, dass nur ganz wenige (ca. 4) starke Stränge zum Ganglion retinale ziehen. Bei den meisten Arten finden wir sonst zahlreiche dünne Stränge, wenn nicht das Ganglion retinale sogar ganz dicht an die Membrana fenestrata herangerückt ist.

Die Gesamtmasse des Ganglienkomplexes erscheint auch auf den Schnitten auffallend klein.

Vor allen Dingen fällt aber die geringe Anzahl von Augen-

keilen auf. Auf einem mittleren Längsschnitt durch das Auge zählen wir deren nur etwa 25. Das ganze Auge besteht nur aus 200—300 Augenkeilen.

Wir erkennen also an diesem Auge folgende Charaktere eines „Tiefseeauges“.

1. Verlust der Beweglichkeit des Augenstiels.
2. Verringerung der Zahl der Augenkeile.
3. Fixierte Nachtstellung des Pigments.
4. Relative Größe der optischen Bestandteile des Auges in der zum Lichteinfall senkrechten Achse.
5. Kürze der Krystallkegel in der Richtung des Lichteinfalls.
6. Geringe Ausbildung des Ganglienapparates.

Suchen wir uns auf Grund der anatomischen Befunde eine Vorstellung von der Funktion dieses Auges zu machen, so müssen wir zunächst feststellen, dass es zur Wahrnehmung eines scharfen Bildes nicht geeignet ist. Der ganze Sehvorgang beim Facettenauge bedingt es, dass das Bild um so schärfer ist, je kleiner (in der Ausdehnung senkrecht zur optischen Achse) und zugleich je zahlreicher die Augenkeile sind. Dabei setzt aber die Theorie zum Sehen, d. h. bildhaftem Wahrnehmen einigermaßen ausgedehnter Objekte schon eine recht erhebliche Zahl von Facettengliedern voraus.

Das Vorhandensein des Irispigmentes wahrt aber dem Auge von *Ethusina* die Vorteile des Facettenauges in Bezug auf die Wahrnehmung von Bewegungen. Wir können auf Grund dieser Ueberlegung also annehmen, dass die Augen von *Ethusina abyssicola* zur Wahrnehmung beliebiger Objekte nicht geeignet sind; dafür, dass die Sehvorgänge relativ einfacher Natur sein müssen, spricht auch die geringe Entwickelung des Ganglienapparates.

Wir sind aber zu der Annahme berechtigt, dass das Auge von *Ethusina abyssicola* noch tauglich ist zur Wahrnehmung kleiner, in Bewegung begriffener, leuchtender Objekte, also z. B. von Leuchtorganen von Tiefseeorganismen.

Die Richtung, aus welcher Lichteindrücke allgemeiner Art kommen, wird das Auge selbstverständlich ebenfalls wahrzunehmen im stande sein.

Nach einem ähnlichen Typus sind die Augen noch bei einer ganzen Anzahl von Tiefseekrabben gebaut, z. B. Arten der Gattung *Randallia*.

Sehr abweichend von den Augen der übrigen Brachyuren sind diejenigen der auch in vielen anderen Beziehungen innig an die Tiefsee angepassten Art *Physachaeus ctenurus* Al. u. And. Diese vom Investigator im bengalischen Meerbusen entdeckte Art wurde von der Valdiviaexpedition an verschiedenen Stellen des indischen Ozeans, so auch an der ostafrikanischen Küste in Tiefen von ca. 1000 m aufgefunden.

Die ziemlich kurzgestielten Augen des Tieres sind ebenfalls kaum beweglich. Bei der Ansicht von der Oberfläche fällt die Einteilung der Cornea in eine ganz geringe Anzahl von sehr großen Facetten auf (Fig. 2).

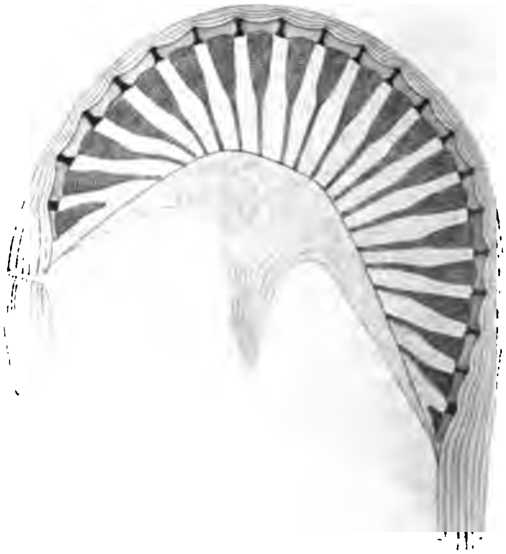
Untersuchen wir das Auge auf Schnitten, so bietet sich ein noch viel auffallenderes Bild. Die in geringer Anzahl vorhandenen Facettenglieder sind enorm vergrößert; aber nur in der Querrichtung, senkrecht zur optischen Achse. Die große Cornealinse ist nur nach innen konvex, nach außen ist auch hier die Oberfläche der Gesamtcornea eine glatte Kugeloberfläche.

Fig. 2.



Physachaeus ctenurus.
Auge von der Seite gesehen.

Fig. 3.



Schnitt durch das Auge von
Physachaeus ctenurus.

Auf die Cornealinse folgt ein Gebilde, welches in seinem Bau gar nicht mehr an die Krystallkegel erinnert, die wir an dieser Stelle bei den Augen der Dekapoden belichteter Regionen zu finden gewohnt sind. Der Krystallkegel hat vielmehr selbst hier die Form einer flachen bikonkaven Linse. An dieselbe setzt breit das Rhabdom an; dessen oberes Ende ist ebenso ausgedehnt wie die untere Fläche des „Krystallkegels" (Fig. 3); in der distalen Hälfte ist das Rhabdom breit kegelförmig gebaut, während es im proximalen Teil sich zu einem zylindrischen schmächtigen Stäbchen verdünnt. Die proximalen Enden stehen ziemlich breit auf der Membrana fenestrata auf. Die Nervenfibrillen werden von einer dichten Stützmasse aufgenommen und von dieser aus entwickelt

sich ein einziger starker Nerv, welcher die Verbindung mit dem ziemlich entfernten Retinaganglion herstellt. Der Raum zwischen diesem Nerven, der Epidermis und dem Ganglienkomplex wird von einer merkwürdigen gallertigen Substanz, welche auch in konserviertem Zustand fast durchsichtig ist, erfüllt. Die Ganglienmasse selbst zeigt auch einen anderen Bau, als wir es sonst bei den Brachyuren zu finden gewohnt sind. Dieser Bau ist nicht so sehr vereinfacht wie bei anderen Tiefseeformen, obwohl die geringere Anzahl von Nervenfibrillen, die aus dem Auge hervorgeht, auch in dieser Beziehung den Bau, besonders des Retinaganglions, beeinflusst.

Sehr auffallend sind die Pigmentierungsverhältnisse des Auges. Es handelt sich um ein iridopigmentäres Auge, von Retinapigment ist keine Spur vorhanden. Auch das Irispigment zeigt einen eigenartigen Charakter; es ist gelblich und bräunlich gefärbt und nur in ganz kleinen Anhäufungen zwischen den „Krystallkegeln“ eingekeilt. Die Lagerung der Zellen ist eine derartige, dass eine Bewegungsfähigkeit dieses Pigmentes sehr unwahrscheinlich ist.

Betrachten wir die Anordnung der Teile des Auges im ganzen, so fällt es auf, dass nur die in der Mitte gelegenen Rhabdome in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen verlaufen. Die peripheren Rhabdome dagegen sind in verschiedenartiger Weise zum Einfall der Lichtstrahlen schief gerichtet und verbogen. Wir haben es darin nicht mit einem durch die Konservierung bedingten Kunstprodukt zu thun, sondern der gute Erhaltungszustand der umgebenden Teile beweist, dass diese Formen schon im lebenden Auge gegeben waren.

Schon O. Schmidt hatte in den Facettenaugen verschiedener Insekten solche Verbiegungen der Rhabdome nachgewiesen und sie zu Einwänden gegen die Theorie des musivischen Sehens benützt. Aber Exner, welcher seine Befunde bestätigen konnte, entkräftete O. Schmidt's Einwände durch die Annahme, dass in solchen gebogenen Rhabdomen die an einem Ende eingefallenen Lichtstrahlen durch totale Reflexion weiter geleitet werden.

Auch für die Augen von *Physachaeus* können wir diese Annahme machen, und zwar mit um so größerem Rechte, als uns die Präparate zeigen, dass die Rhabdome allseitig von einer Substanz von sehr abweichender Lichtbrechung umschlossen werden. Es ist dies eine aus großen blassen Zellen bestehende Füllmasse, welche die ganzen Zwischenräume zwischen den Rhabdomen ausfüllt. Auch bei den Augen von *Physachaeus* haben wir ein Recht, anzunehmen, dass sie nicht im stande sind, mehr wahrzunehmen als Lichteindrücke ganz allgemein, oder höchstens bewegte leuchtende Objekte von geringer Ausdehnung.

Wenden wir uns nunmehr der zweiten Gruppe unserer ersten

Reihe von Tiefseeaugen zu, denjenigen Augen, bei denen die Rückbildungen von Pigmentverlust begleitet sind! Auch hier finden wir zunächst Formen, bei welchen die Rückbildung nur einen geringen Grad erreicht. Ich nenne als Beispiel verschiedene Arten der Gattung *Scyramathia*. Bei *Scyramathia rivers-andersoni* sind die Augen, von außen betrachtet, weiß. Die Anzahl der Augenkeile ist eine nicht sehr hohe, der Querdurchmesser der Corneafacetten und der Krystallkegel ein ziemlich großer.

Die Rhabdome setzen ziemlich breit am Krystallkegel an, die Nervenstränge, welche von der Membrana fenestrata zum Retinaganglion ziehen, sind stark und nur wenige, der Ganglienapparat ist ziemlich gering entwickelt.

In dem Auge ist weder Iris- noch Retinapigment auch nur in Spuren vorhanden. Auch von einem Tapetum ist nichts nachweisbar. Sehr ähnlich ist auch das Auge von *Scyramathia hertwigi* gebaut.

Wollen wir annehmen, dass ein solches Auge überhaupt im stande ist, ein Bild zu erzeugen, so können wir dies nur, wenn wir die Wirkung der optischen Einrichtungen des Auges als eine katoptrische auffassen. Aber selbst in diesem Falle scheint mir das Auge nicht im stande zu sein, ein scharfes Bild eines größeren Gegenstandes zu geben. Die Funktion des Auges wird sich wohl auch bei dieser Form auf eine diffuse Lichtwahrnehmung beschränken. Darauf lässt auch die geringe Ausbildung des Ganglienapparates schließen; schon das Retinaganglion ist von auffallender Kleinheit.

Auf der gleichen Bahn der Rückbildung ist das Auge von *Homolodromia bouvieri* n. sp. noch um einige Schritte weiter gelangt. Auffallend ist hier die Zartheit der Kutikula, wie denn bei dieser Form der Panzer am ganzen Körper weich und dünn ist.

Die Krystallkegel sind in geringer Anzahl vorhanden und sehr groß. Von Pigment ist keine Spur nachzuweisen und vor allem fällt die starke Vereinfachung des Ganglienkomplexes auf.

Die aus der Membrana fenestrata hervorgehenden Nerven vereinigen sich zu einem einzigen ziemlich starken Strang, der eine relativ sehr große Strecke zurückzulegen hat, ehe er in das Retinaganglion ausstrahlt. Und der ganze Komplex der vier Augenganglien ist — verglichen mit den verwandten Oberflächenformen — von winziger Kleinheit.

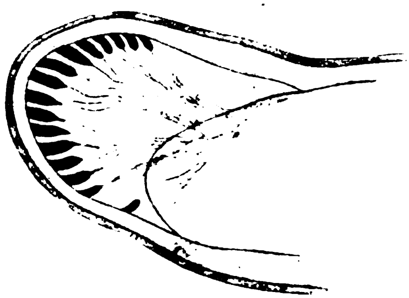
Die Wahrnehmungsfähigkeit dieses Auges wird kaum eine andere sein, als bei den soeben besprochenen Augen der *Scyramathia*.

Sehr viel weiter ist aber die Rückbildung bei denjenigen Formen gegangen, die wir jetzt betrachten wollen. Bei *Cyclodorippe*

uncifera Ortm.[1]) finden wir sehr kleine Augen, deren kurze Stiele in der Region, wo wir sonst die Cornea zu suchen pflegen, kaum eine Andeutung einer Vorwölbung zeigen.

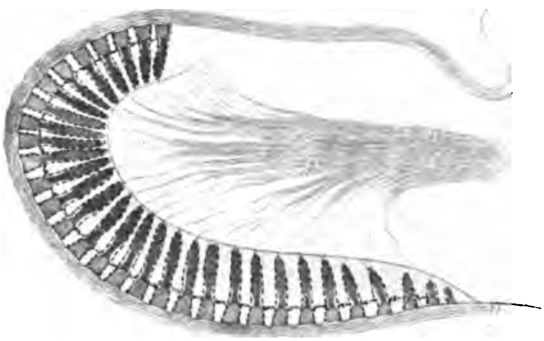
Untersuchen wir das Auge auf Schnitten, so bietet sich uns ein sehr überraschendes Bild dar (Fig. 4). Das Auge ist nach

Fig. 4.



Schnitt durch das Auge von *Cyclodorippe uncifera* aus der Tiefe von 700 m.

Fig. 5.



Schnitt durch das Auge von *Cyclodorippe uncifera* aus 50 m Tiefe.

außen von einer sehr dicken Kutikula überzogen. Die Dicke derselben ist eine sehr auffallende. Diese Kutikula zeigt in der

1) *Cyclodorippe uncifera* wurde von Doederlein in Japan, in der Sagamibai in Tiefen von 300—400 m entdeckt. Ortmann beschrieb die Art und charakterisierte sie in vollkommen erkennbarer Weise. Alcock beschrieb später aus dem Material, welches die indischen Tiefseeforschungen des Investigator zu Tage gefördert hatten, eine mit *Cyclodorippe* nahe verwandte Form: *Cymonomops glaucomma*, welche hauptsächlich durch ihre pigmentlosen Augen charakterisiert wurde. Mein Material von Japan und aus dem indischen Ozean ermöglicht mir, die Identität der beiden Formen nachzuweisen. Auch Ortmann hatte in seiner Beschreibung schon die Pigmentlosigkeit der Augen betont. *Cyclodorippe uncifera* gehört zu den zahlreichen Formen der mittleren Tiefen, welche die Sagamibai mit dem tropischen indopazifischen Ozean gemeinsam hat.

Cornearegion keine Spur einer Einteilung in Facetten; sie überzieht die Cornearegion in vollkommen gleichmäßiger Ausbildung, so wie sie auch an den übrigen Teilen des Augenstiels in die Erscheinung tritt.

An diese dicke Kutikula setzen sich nun in ganz geringer Anzahl die kümmerlichen Reste der Augenkeile. Sie bestehen nur aus den Rhabdomteilen derselben, denn die Krystallkegelzellen sind winzig, die Kerne von einem ganz geringen Protoplasmamantel umhüllt und teilweise an die Seite der Rhabdomenden verschoben. Kurze Stäbchen reihen sich in derselben Weise, wie sonst die ausgebildeten Augenkeile nebeneinander. Sie zeigen im Innern noch die bekannte Schichtung und aus ihren proximalen Enden gehen Nervenfasern hervor, welche sich zu Bündeln vereinigen. Diese Bündel ziehen schief nach oben zu dem sehr kleinen Retinalganglion.

Der Ganglienkomplex zeigt Vereinfachung hauptsächlich an den beiden distalen Ganglien, die beiden proximalen Ganglien sind relativ gut ausgebildet.

In dem ganzen Auge ist nicht die geringste Spur von Pigment nachzuweisen, was man ja schon nach der äußerlichen Untersuchung des milchweiß erscheinenden Auges vermuten konnte.

Hier haben wir also an den Augenstielen Organe gefunden, welche in ihrer Funktionsfähigkeit nur ganz niederen Lichtperzeptionsorganen zu vergleichen sind. Da die optischen, bildentwerfenden und lichtkonzentrierenden Teile vollkommen fehlen, so kann dieses Organ nur mehr ganz vage Lichteindrücke vermitteln.

Im Bau des Organs finden wir jedoch die Rudimente eines höher entwickelten Auges. Wir können uns dem Eindrucke nicht entziehen, dass wir hier ein verkrüppeltes, ein rudimentär gewordenes Facettenauge vor uns haben.

Den extremsten Fall in dieser Reihe von Rückbildungen, welche ich noch erheblich vervollständigen könnte, wenn ich andere Dekapoden außer den Brachyuren, und andere Fälle als diejenigen, welche ich bisher genau untersucht habe, einfügen wollte, stellt der schon seit den ersten Tiefseeuntersuchungen bekannte *Cymonomus granulatus* (Norm.) dar.

Dieses Tier, welches schon Wywille Thomson in seinen „Depths of the sea“ erwähnt, war bisher nur im nordatlantischen Ozean gefunden worden. Schon in den Bemerkungen, welche Thomson auf Grund der Untersuchung von Norman über die Sinnesorgane dieses Tieres macht, tritt uns eine Anschauung entgegen, auf welche ich durch meine Beobachtungen teilweise zurückgekommen bin. Es soll nämlich die Rückbildung an den Augen dieses Tieres von der Tiefe abhängen, in denen die Exemplare

gefunden wurden. Bouvier, dem aus dem nordöstlichen atlantischen Ozean Material von dieser Art von zahlreichen Fundorten und aus verschiedenen Tiefen vorlag, tritt dieser Anschauung entgegen und betont vor allen Dingen, dass keine wirklichen Beweise für sie jemals publiziert worden sind. Das ist auch so, und die Anschauung ist auch in dieser Form nicht ganz zu verteidigen.

Die Valdiviaexpedition brachte leider nur ein einziges Exemplar von dieser Art und zwar bemerkenswerter Weise von der ostafrikanischen Küste mit. Das Stück war etwas beschädigt, aber doch mit Sicherheit zu erkennen und die abgebrochenen Augenstiele konnte ich mikroskopisch untersuchen. Zu beiden Seiten des Rostrums ragen die Augenstiele als relativ dicke zylinderförmige Bildungen vor (Fig. 6). Sie sind ganz mit Stacheln bedeckt und zwischen den Stacheln ragen lange Tasthaare hervor.

Fig. 6.



Cymonomus granulatus.
Das Rostrum und die beiden Augenstiele eines Exemplars aus großer Tiefe ca. 1000 m (optischer Schnitt).

Von einer Cornea ist äußerlich keine Spur wahrzunehmen, ja an der Stelle, wo man eine solche vermuten sollte, ragen ebenfalls Dornen hervor und sind Tasthaare vorhanden. Kurz, wir haben ein Organ vor uns, welches viel mehr an eine Antenne, als an ein Auge erinnert. So ist es denn auch von den früheren Beobachtern als eine Umwandlung des Auges in ein Tastorgan aufgefasst worden.

Ein bräunlicher Farbton im Innern erweist sich bei der Untersuchung auf Schnitten als nicht vom Pigment herrührend.

Die Schnitte zeigen uns keine Spur mehr von dem Bau eines Auges; so weit der Erhaltungszustand des Objektes es erlaubt, kann man noch einen Nervenstrang in den Stiel eintreten sehen, aber Ganglienmasse, Pigment, Rhabdome, Krystallkegel und Corneafacetten fehlen.

Wir haben also ein vollkommen rückgebildetes Auge vor uns. Wir haben kein Recht, die vorhandenen Nervenendigungen für fähig zu halten, Lichtempfindungen zu vermitteln. Die Tasthaare,

welche in größerer Anzahl und in kräftiger Ausbildung auf dem Gebilde vorhanden sind, unterscheiden sich in nichts von den Tasthaaren, welche wir auch sonst auf dem Körper oder auch den Augenstielen von Krabben finden. Das einzelne Tasthaar sitzt mit einem Kugelgelenk der dicken Kutikula auf, welche von einem Kanal durchbohrt wird; durch diesen Kanal treten Nervenfibrillen hindurch, welche von der Sinneszelle ausgehen, die Sinneszelle ist in der gewohnten Weise mit einem feinen Nerven in Verbindung. Wenn also von der Umwandlung eines Sehorganes in ein Tastorgan gesprochen wird, so ist dies cum grano salis zu verstehen. Nicht eine im Gegensatz zur Lehre Johannes Müller's von den spezifischen Sinnesenergien stehende Umwandlung ist vor sich gegangen, sondern das Gesamtorgan, der Augenstiel, ist durch die Rückbildung des Auges und die stärkere Entwickelung der ohnehin schon vorhanden gewesenen Tasthaare, aus einem hauptsächlich zum Sehen dienenden Organ zu einem reinen Tastorgan geworden.

Von solchen Umwandlungen sind in der Litteratur eine ganze Menge bei dekapoden Krebsen erwähnt worden: bei den blinden Pentachelesarten, Galatheiden u. s. w. Bei keiner Form sind sie aber noch genauer untersucht worden und ich hoffe, über solche Untersuchungen in einiger Zeit weitere interessante Aufschlüsse geben zu können.

Wir haben jetzt — immer innerhalb der Abteilung der Brachyuren bleibend — eine solche Reihe von Rückbildungen kennen gelernt, dass es sich verlohnt, über deren Entstehung einige Betrachtungen anzustellen, ehe wir uns der oben gekennzeichneten zweiten Reihe von Augen der Tiefseekrabben zuwenden.

Es ist selbstverständlich, dass die mit den ersten Tiefseeforschungen zeitlich zusammenfallende intensive Beschäftigung mit der Descendenztheorie dazu führte, dass in allen theoretischen Erörterungen die rückgebildeten Augen der Tiefseetiere neben denjenigen der Höhlentiere eine große Rolle spielten.

Schon Darwin selbst beschäftigt sich im 5. Kapitel der Entstehung der Arten mit ihnen, wie denn viel früher schon Lamarck die Augen der Höhlentiere berücksichtigt hatte. Darwin ist der Ansicht, dass man der Wirkung des Nichtgebrauchs der Organe in diesen Fällen eine gewisse Bedeutung einräumen könne, meint aber, dass auch hier vor allem die Auslese wirksam gewesen sein müsse.

Von den späteren Theoretikern hatten Semper, Eimer u. A. mehr Neigung, eine direkte Bewirkung des Lichtmangels anzunehmen. Aber, wie sie z. T. selbst betonten, setzte dieser Annahme das Vorkommen von Tieren mit wohlentwickelten Augen an den gleichen Fundorten, an denen sich blinde Formen finden, eine unüberwindliche Schwierigkeit entgegen. So hat denn besonders Weismann

als konsequentester Verfechter des Selektionsprinzips noch neuerdings aufs eindringlichste die Annahme verfochten, dass auch in diesen Fällen nur die Prinzipien der Naturzüchtung thätig sein könnten. Die Verkümmerung der Augen bei Tiefseeformen scheint ihm nur erklärlich auf Grund der Panmixie und der Germinalselektion.

Ich bin nicht der Ansicht, dass wir durch derartige allgemeine Theorien die Erscheinungen in der organischen Natur in einer unseren Verstand auf die Dauer befriedigenden Weise erklären können. So sehr ich auch das komplizierte Gebäude bewundere, zu welchem Weismann durch konsequente Weiterbildung die Selektionstheorie ausgebaut hat, so glaube ich dennoch, dass das Verfolgen der einzelnen Vorgänge uns tiefer in das Wesen des Naturgeschehens blicken lassen wird. Die Theorie wäre niemals in der Weise, wie es geschehen ist, auf die rudimentären Augen der Tiefseekrebse angewandt worden, hätte man bei einigen Arten genau den Bau der Sehorgane und ihre Beziehung zum Aufenthaltsort untersucht. Hatte man doch in den obenerwähnten Beobachtungen an *Cymonomus granulatus* (Norm.) Anhaltspunkte für eine verschiedene Einwirkung verschiedener Aufenthaltsorte auf Individuen derselben Art.

Ein glücklicher Zufall ließ mich einige in dieser Hinsicht interessante Beobachtungen machen. In der Münchner Staatssammlung fand sich ein von Dr. Haberer in der Sagamibai (Japan) gesammeltes Exemplar von *Cyclodorippe uncifera* Ortm., aus geringer Tiefe stammend. Es unterschied sich von den Exemplaren aus großer Tiefe auf den ersten Blick in auffallender Weise durch die dunkel gefärbten Augen, deren Stiele auch etwas länger waren.

Die Untersuchung von Schnitten zeigte aber ein ganz anderes Bild als bei den Formen aus der Tiefe. Wie Fig. 5 uns zeigt, haben wir ein normal ausgebildetes Facettenauge vor uns. Die Cornealinsen sind sehr gut ausgebildet, ebenso die Krystallkegel, die Rhabdome sind lang. Das ganze Auge besteht aus einer auffallend viel größeren Zahl von Augenkeilen; aus den in Fig. 4 u. 5 nebeneinander abgebildeten Schnitten sieht man bei dem Auge aus geringer Tiefe gerade noch einmal so viel Rhabdome als bei dem aus der Tiefsee. Und dazu ist bei dem Exemplar aus geringer Tiefe jedes Facettenglied von einem Mantel von braunem Pigment in typischer Tagstellung umgeben!

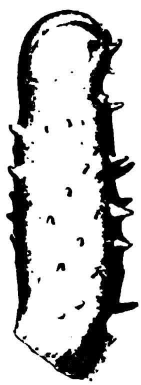
Da die von mir zunächst untersuchten Exemplare aus so weit voneinander entfernten Meeresteilen stammten, könnte man der Ansicht sein, es handle sich hierbei um zwei verschiedene Arten von enger Verwandtschaft und großer äußerlicher Aehnlichkeit. Meine Auffassung, dass es sich um Exemplare derselben Art handle, wurde zur Gewissheit, als ich durch die Güte Prof. Doederleins

aus dem Straßburger Museum die Originalexemplare, welche der Beschreibung Ortmann's zu Grunde gelegen hatten, zur Untersuchung zugeschickt bekam. Diese waren von Doederlein in demselben Meeresteil, der Sagamibai, aus welchem mein japanisches Material stammte, aber in größerer Tiefe gefangen worden. Eine genaue Untersuchung der Augen zeigte vollkommene Uebereinstimmung mit dem Bau der Augen der ostafrikanischen Exemplare.

Welche wunderbare Verschiedenheit zeigte hier der feinere Bau der Augen, welche sich äußerlich nur durch einen Farbton unterschieden!

Ich kann ein weiteres ähnliches Beispiel anfügen, bei dem aber schon äußerlich eine Verschiedenheit nachzuweisen war. Es ist jene schon oben erwähnte, in der Litteratur so oft citierte, aber noch nie genau untersuchte Krabbe *Cymonomus granulatus* (Norm.)[1]. Während das von mir zuerst untersuchte Exemplar aus großer Tiefe die weitgehende Reduzierung der Augen zeigte, welche ich oben geschildert habe, unterschieden sich die Augen von Exemplaren, welche ich der Liebenswürdigkeit Prof. Bouvier's verdanke, schon äußerlich, indem sie Zeichen einer geringeren Rückbildung aufwiesen. Wie die Etikette des Pariser Museums ausweist, waren sie in der Nähe von Gibraltar in einer Tiefe von ca. 400 m gefangen worden.

Fig. 7.



Cymonomus granulatus (Norm.) Augenstiel eines Exemplares aus mittlerer Tiefe 440 m.

Fig. 7 zeigt, dass bei ihnen noch eine deutliche Corneaoberfläche zu erkennen war. Auf Schnitten erwiesen sie sich auch als weniger rückgebildet, als die Augen der Form aus großer Tiefe. Zwar war weder eine Einteilung der Cornea in Facetten vorhanden, noch konnte man Krystallkegel oder Pigment erkennen, aber es waren noch Spuren von Rhabdomen, ähnlich wie bei der *Cyclodorippe* auf Fig. 4 festzustellen. Das Nervensystem war zu schlecht erhalten, um ein Urteil zu erlauben.

Wir haben also in zwei Fällen konstatieren können, dass die Augen bei der gleichen Art eine größere Rudimentierung in großer Tiefe aufweisen, als in geringer Tiefe. Während diejenigen, welche sich bisher eine Ansicht über ähnliche Befunde bildeten, meist wohl die von mir konstatierte Thatsache so erklären würden, dass es sich um zwei konstante Varietäten handle, welche durch selektive Vorgänge irgendwelcher Art entstanden wären, habe ich mich für

1) Gewöhnlich unter dem Namen *Ethusa granulata* Norman aufgeführt.

eine andere, vorläufig hypothetische Anschauung entschlossen. Und unter den Gründen, welche mich zu ihr leiteten, möchte ich den hier voranstellen, dass sie eine experimentelle Prüfung ihrer Richtigkeit zulässt.

Ich fasse nämlich die beiden Formen als Standortsvarietäten einer Art auf. Während in der Botanik der Begriff der Standortsvarietät ein viel benützter und auch absolut klarer ist, wird er in der Zoologie nur selten angewandt und auch dann nur selten konsequent; vor allem hat man noch kaum versucht, durch das Experiment seine Berechtigung zu erhärten.

Bei den Pflanzen sind ja jene Fälle häufig, wo die gleiche Art z. B. im Wasser und auf dem Lande, oder als Epiphyt auf verschiedenartigen Unterlagen, oder an trockenen und feuchten Orten u. s. w. gedeihen kann. Bei vielen Arten hat man charakteristische Formen, je nach dem Standort — also Standortsvarietäten — feststellen können. Das Ausschlaggebende für die Auffassung als Standortsvarietät ist die Möglichkeit, experimentell die artliche Zusammengehörigkeit der verschiedenen Formen nachzuweisen. Z. B. kann man bei gewissen *Ranunculus*-Arten aus dem Samen der gleichen Pflanze sowohl eine charakteristische Wasserpflanze, als auch eine charakteristische Landpflanze erziehen, je nach den Lebensbedingungen, denen man sie während ihrer Entwickelung aussetzt. Die Fähigkeit, Standortsvarietäten zu bilden, ist bei den verschiedenen Arten eine sehr verschiedene. Während manche Arten an sehr verschiedenartige äußere Bedingungen sich individuell anzupassen vermögen, sterben andere bei den geringsten Veränderungen des „Lebensraumes“ ab, oder gelangen überhaupt nicht zur Entwickelung.

Nicht anders als bei den Pflanzen liegen die Verhältnisse bei den Tieren. Nur wurden sie hier viel häufiger übersehen oder anders gedeutet; denn die Beobachtung solcher Verhältnisse ist bei den Tieren viel schwieriger, noch schwieriger die experimentelle Bestätigung. Dazu hat vielfach eine gewisse Einseitigkeit die Systematiker, welche oft allein die hierher gehörigen Fälle kennen lernen und beurteilen konnten, an ihrer richtigen Bewertung verhindert.

Was sind aber die noch neuerdings von Heymons und Samter untersuchten verschiedenen Formen von *Artemia salina* aus Gewässern von verschiedener Salzkonzentration anders als Standortsvarietäten? So steht es auch mit den nordischen und hochalpinen Vertretern vieler mitteleuropäischer Insekten, ebenso mit den Gebirgsformen vieler Vögel. Können wir schon bei so frei beweglichen Tieren, wenn nur eine gewisse Bindung an den Wohnort mit seinen feststehenden klimatischen und sonstigen Verhältnissen gegeben ist, den Einfluss dieses „Lebensraumes“ wahr-

nehmen, wie viel mehr muss dies der Fall sein bei den festsitzenden Tieren, welche in so vielen Dingen dadurch den Pflanzen genähert werden! Und so hat denn auch Doederlein auf Grund systematischer Studien den Satz aufgestellt, dass je vagiler eine Form ist, sie desto konstanter ist, während mit dem Mangel der Vagilität die Variabilität wächst. Oder mit anderen Worten ausgedrückt, dass je mehr eine Art verschiedenartigen Lebensverhältnissen konstant ausgesetzt ist, um so mehr Standortsvarietäten sich bilden. Als besonders instruktives Beispiel weist Doederlein auf die Riffkorallen hin, deren zahlreiche als Arten beschriebene Wachstumsformen nach meiner Anschauungsweise also als Standortsvarietäten aufzufassen sind.

Ich könnte die Beispiele von Formen, welche ich als Standortsvarietäten aufzufassen geneigt bin, beliebig vermehren. Die meisten sind aber sehr schwer experimentell zu prüfen, daher möchte ich an dieser Stelle nur noch eine Reihe von Formen betrachten, bei denen sich Abänderungen der Organisation in Abhängigkeit von einem einzigen Faktor theoretisch bringen lassen, der soweit im Bereich unserer Macht steht, dass wir seine Wirksamkeit experimentell prüfen können. Dieser Faktor ist das Licht, welches ja auch für unsere Tiefseeorganismen die gleiche große negative Rolle spielt.

Ihm sind auf dem Festlande alle jene Formen entzogen, welche in Höhlen, in tiefen Brunnen und in den tiefen Regionen unserer großen Süßwasserseen vorkommen. Und so verschiedenartig auch die sonstigen Lebensbedingungen sein mögen, wenn nur das Licht mangelt, so finden wir Formen mit ganz ähnlichen Rückbildungen der Sehorgane, wie wir sie bei den Tiefseetieren kennen lernten. Von vielen Höhleninsekten kennen wir rudimentäre Augen, ein klassisches Beispiel ist auch *Proteus anguineus*, und sehr merkwürdig sind die zahlreichen blinden Fische der Höhlenfauna.

Von einem der interessantesten unter den letzteren, *Amblyopsis*, werden verschiedene Varietäten erwähnt, welche je nach der Lichtmenge ihres Aufenthaltsortes gut entwickelte oder verkümmerte Augen besitzen, oder endlich ganz blind sein sollen. Was liegt hier näher, als diese Formen alle als Standortsvarietäten einer Art aufzufassen? Aehnlich verhält es sich mit den blinden Höhlenkrebsen der amerikanischen Höhlen, welche den am Tageslicht lebenden Formen der gleichen Gattung (*Cambarus*) so nahe stehen. Bei *Cambarus pellucidus* sind die Augen durch Parker untersucht worden, welcher eine noch weiter gehende Rückbildung an ihnen konstatierte, als ich sie oben für die Tiefseeform von *Cyclodorippe uncifera* beschrieb.

Am meisten scheinen mir aber durch die Auffassung als Standortsvarietäten Formen wie *Niphargus puteanus* und *Asellus*

cavaticus an Verständlichkeit zu gewinnen. Der erstere ist dem *Gammarus pulex*, der zweite dem *Asellus aquaticus* außerordentlich ähnlich, sie weichen von dem Lichttier jeder durch die Rückbildung der Augen ab. Nun kommen aber die Dunkelformen an vielen von einander getrennten Orten vor, in einsamen tiefen Brunnen, in Tümpeln, in der Tiefe von Höhlen und sogar in der lichtlosen Region unserer tieferen Süßwasserseen. Um diese Verbreitung zu erklären, hat man eine Verbindung aller dieser Gewässer durch unterirdische Adern annehmen müssen. Fürwahr eine künstliche und fernliegende Annahme, um die monophyletische Entstehung der Formen, ihre Geltung als besondere Arten oder gar Gattungen zu retten! Näher liegend und durch meine Beobachtungen an den Tiefseetieren wahrscheinlicher gemacht, ist die Annahme eines polyphyletischen Ursprungs als Standortsvarietäten je einer Art. Liegen doch für *Asellus* Beobachtungen von Vigier vor, welcher an Orten mit verschieden großem Lichtmangel bei diesen Tieren verschiedene Stufen der Augenrückbildung fand.

Alle diese Beispiele zeigen uns, dass die Augen einer ganzen Anzahl von Tierarten in ihrer Entwickelung in irgend einer Weise vom Licht abhängig sind. Befunde wie die bei *Cyclodorippe*, *Cymonomus*, *Niphargus* und *Asellus* deuten auf eine direkte Abhängigkeit vom Licht hin und sprechen gegen die Annahme, dass der weite Umweg der Germinalselektion eingeschlagen werden muss, um zur Rückbildung der Augen zu führen. Besonders auffallend ist die Beziehung des Pigments zum Licht, denn noch mehr als im Bau rudimentäre Augen, finden wir solche, denen das Pigment mangelt. Abhängigkeit der Pigmentvermehrung in den oberflächlichen Schichten des Körpers vom Licht ist ja schon sehr früh erkannt worden. Und so hat man denn auch schon frühzeitig daran gedacht, dass das Augenpigment der Dunkeltiere direkt infolge des Lichtmangels verschwunden sei.

Aber dieser ganzen Auffassung wurde besonders seit den Anfängen der Tiefseeforschung die schwerwiegende Thatsache entgegengehalten, dass an den gleichen dunklen Orten neben den Tieren mit verkümmerten Augen, solche mit gut oder sogar hochentwickelten Augen vorkommen.

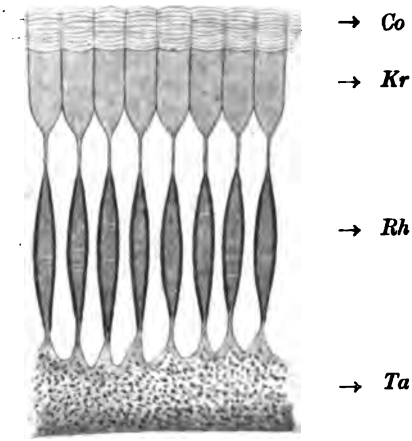
Wir werden also zu der Annahme gedrängt, dass der direkte Einfluss des Lichtmangels nicht auf alle Formen wirkt. In welcher Weise können wir uns aber eine Naturkraft wirksam denken, welche von nahe beieinander lebenden, nahe verwandten Formen auf die eine einen Effekt ausübt, auf die andere nicht?

Um diese Frage erörtern zu können, wollen wir unsere Betrachtung wieder auf die Tiefseekrabben beschränken und nunmehr die zweite Reihe unter ihnen betrachten, die mit angepassten, mit Dämmerungsaugen. Wir finden in der Tiefsee eine ganze Reihe

von Arten mit ganz normalen Augen: das sind Arten, welche der Flachsee angehören und nur als Irrlinge in die Tiefsee kommen. Daneben finden wir aber auch Formen, deren Augen äußerlich nicht besonders auffallen, sich aber durch Eigentümlichkeiten des inneren Baues unterscheiden, z. B. iridopigmentäre Augen (*Pleistacantha*). Wieder bei anderen Formen finden wir Augen, deren Oberfläche eine sehr vergrößerte ist und deren Facettenzahl eine enorm große ist (*Geryon*-Arten, *Platymaia*).

Von diesen Augen will ich nur den höchstangepassten Typus an dieser Stelle besprechen, da er für die hier erörterten Prinzipien ein sehr gutes Beispiel abgiebt. Er ist repräsentiert durch das Auge von *Platymaia wywille-Thomsoni* Miers. Das Auge eines er-

Fig. 8.



Teil eines Schnittes durch das Auge von *Platymaia wywille-thomsoni* Miers.
***Co* = Corneafacetten; *Kr* = Krystallkegel; *Rh* = Rhabdom; *Ta* = Tapetum.**

wachsenen Exemplars dieser Art ist sehr groß; es ist mehr in die Quere entwickelt und die Facettenregion bedeckt mit ihren vielen Hunderten von Facetten den nach vorn und unten gerichteten Teil des Augenstiels. Die Facettenregion ist, wenn wir sie im auffallenden Licht betrachten, von einem überraschenden Goldglanz.

Untersuchen wir dies Auge auf Schnitten, so bemerken wir sogleich dessen komplizierten Bau. Der mediane Schnitt ist ziemlich langgestreckt, die Zahl der Augenkeile ist sehr groß. Die Corneafacette ist sehr dick, ihr Durchmesser in der optischen Achse ist größer, als der in der Richtung parallel zur Oberfläche (Fig. 8). Die kurzen Krystallkegel sind normal gebaut. Die Rhabdome sind dünn und schlank und allseitig von einem dichten Mantel dunkelbraunen Pigmentes umgeben. Sonst ist im Auge kein Pigment

vorhanden. Was aber das Merkwürdigste am ganzen Auge ist, über den ganzen Augenhintergrund zieht sich eine dicke Schicht einer glänzenden, gelblich gefärbten Substanz hin. Es kann kein Zweifel herrschen, dass diese Schicht, welche dem Auge auch seinen starken Goldglanz verleiht, ein Tapetum darstellt. Ueber den Nervenapparat des Auges wäre zu bemerken, dass es ein sehr entwickeltes Gangliensystem besitzt, welches den mittleren Abschnitt des Augenstiels zum großen Teil ausfüllt. Zahlreiche Stränge verbinden das Retinaganglion durch die Membrana fenestrata mit dem Rhabdomen.

Suchen wir uns die Wirkungsweise eines solchen Auges vorzustellen, so ist zunächst die Rolle des Tapetums zu erörtern. Erstens wird es dem Auge im Dämmerlicht mittlerer Tiefen oder im Phosphorescenzlicht anderer Organismen die Fähigkeit zu leuchten verleihen. Es wird dies nicht anders sein, als bei den mit Tapetum versehenen Augen von Raubtieren, und die Augen werden in ähnlicher Weise leuchten, wie die Kugeln an den Vorkeimen des Leuchtmooses.

Ich glaube aber, dass der Reflektor für das Tier eine viel weitergehende Bedeutung hat. Die Masse des Tapetums umgiebt nämlich auch das untere Ende der Rhabdome. Ich halte es daher nicht für unmöglich, dass auch das Licht, welches die Rhabdome durcheilt hat, vom Tapetum reflektiert, den gleichen Weg noch einmal zurücklegen muss. Dabei muss es von neuem die lichtempfindlichen Nervenendigungen berühren, sie reizen und die gleiche Lichtmenge wird von diesem Auge etwa doppelt so intensiv empfunden als von einem einfach gebauten Facettenauge.

Diese Einrichtung scheint aber das Tier in stand zu setzen, selbst bei relativ geringem Licht Bilder der Gegenstände zu erkennen. Denn die von Pigment umhüllten Rhabdome sind geeignet, ein Appositionsbild zu erzeugen, ein echtes musivisches Sehen zu ermöglichen. Auch die hohe Entwickelung der Augenganglien weist darauf hin, dass dies Auge mehr als allgemeine Lichteindrücke empfängt; auch für ein bloßes Richtungsauge ist es zu hoch organisiert.

Wir sehen also in dieser Augenform eine sehr hochentwickelte Anpassung an die geringen Lichtmengen der tieferen Regionen des Meeres. Eine so weitgehende Anpassung war bisher noch von keinem bodenbewohnenden Dekapoden bekannt geworden, während Chun für die pelagischen Tiefseeformen unter den Schizopoden und Dekapoden eine ganze Reihe von ähnlich wirkenden Anpassungen beschrieben hat.

So scheinen also meine eigenen Befunde, wie sie uns vorhin zu einer Theorie der direkten Lichtwirkung zu führen schienen, nunmehr die Schwierigkeiten, welche sich derartigen Erklärungen

früher entgegenstellten, zu vermehren und zu verstärken. Und doch ist es nicht so! Wir werden nur erst auf einen Umweg geführt, der uns einen Ausblick auf die mögliche Lösung des Rätsels bietet.

Ich habe eine Statistik der Tiefseekrabben gemacht und in diese Statistik gleichzeitig die auffallendsten Eigenschaften derselben aufgenommen. Da zeigte sich denn, dass die Formen mit rückgebildeten Augen eine abgekürzte Metamorphose besitzen, während die Formen mit wenig veränderten oder mit höher angepassten Augen in ihrer Entwickelung freischwimmende Larvenstadien aufweisen.

Viele Tiefseeorganismen sind durch eine abgekürzte Entwickelung und gewisse Formen der Brutpflege ihren Verwandten aus dem Flachwasser gegenüber ausgezeichnet. Wir erkennen bei den Krabben diese Eigentümlichkeit an der Beschaffenheit der Eier. Viele Tiefseekrabben bringen statt der nach Hunderten und Tausenden zählenden winzig kleinen Eier ihrer Flachseeverwandten nur eine beschränkte Anzahl und oft nur 10—20 sehr große Eier hervor. Während im ersteren Fall der Durchmesser des Eies nur Bruchteile eines mm erreicht, findet man im letzteren Fall Eier von fast $^1/_2$ cm Durchmesser. Auffallende Beispiele hierfür sind *Cymonomus granulatus* (Norm.) und *Physachaeus ctenurus* Al. u. A. Bei denjenigen Formen, bei welchen man spätere Entwickelungsstadien gefunden hat, konnte man nun in der That nachweisen, dass bei den Tiefseeformen die wenig zahlreichen, großen Eier ebenso sicher Anzeichen einer abgekürzten Entwickelung sind, als bei den Süßwasserdekapoden und gewissen polaren Formen. Wir können also von diesen Tieren annehmen, dass ihre junge Brut keine großen vertikalen Wanderungen ausführen kann, dass die Nachkommenschaft im allgemeinen an dieselben Existenzbedingungen gefesselt ist wie die Eltern.

Ich werde in den „Ergebnissen der deutschen Tiefseeexpedition“ eine Tabelle dieser Formen nach dem Material der deutschen Expedition und nach den sämtlichen publizierten Ergebnissen früherer Expeditionen geben, und man wird aus derselben entnehmen, dass es durchweg die Formen mit verkümmerten Augen sind, welche die verkürzte Entwickelung besitzen.

Genau ebenso regelmäßig zeigen die Formen mit angepassten Augen die Kleinheit und große Menge von Eiern, welche für die Entwickelung mit voller Metamorphose charakteristisch ist, so *Geryon* und *Platymaia*. Bei *Geryon chuni* konnte ich in den Eihüllen wohlentwickelte Zoëen konstatieren, bei *Platymaia wyville-thomsoni* konnte ich an den jüngsten Stadien deutlich noch die Kennzeichen pelagischer Larvenformen erkennen. Ja bei ihnen waren die Augen nicht einmal zu der Ausbildungsstufe vorge-

schritten, welche die erwachsenen Platymaien auszeichnen. Wir haben von den letzteren oben gehört, dass sie in die Länge gezogen sind und ihrem Bau nach vorwiegend dazu geeignet sind, um nach unten und vorn zu schauen, was durchaus das geeignetste für die Lebensweise ihres bodenbewohnenden Trägers ist. Bei den jungen halblarvalen Stadien sind die Augen jedoch, wie die eines pelagischen Tieres, so gebaut, dass sie Lichtstrahlen von allen Seiten aufnehmen können, sie sind fast kugelig gestaltet. Ihre Form ist so abweichend von derjenigen der Augen erwachsener Tiere, dass Stebbing darauf zum Teil die Aufstellung einer neuen Art basierte.

Die Planktonfänge, welche mitten in den Ozeanen über großen Tiefen gemacht wurden, brachten aus den verschiedensten Tiefen freischwimmende Larven von bodenbewohnenden und ausgesprochen abyssalen Krabben empor. Soweit ich sie bisher untersucht habe, gehört keine zu einer Form mit rückgebildeten Augen.

Damit hätten wir also eine allgemeine Gesetzmäßigkeit konstatiert. Wir können dieselbe folgendermaßen formulieren: Unter den Tiefseekrabben haben diejenigen Formen verkümmerte Augen, deren Entwickelungsgeschichte sie durch Generationen hindurch dauernd dem Licht entzieht; diejenigen Tiefseekrabben jedoch, welche durch die Vermittelung ihrer freischwimmenden Larvenstadien in jeder Generation die Möglichkeit haben, mit dem Licht in Berührung zu treten, haben wohlentwickelte, oft hochangepasste Augen.

Vergleichen wir diesen Befund mit dem Verhalten der Höhlenformen und der in Brunnen und tiefen Süßwasserseen lebenden Krustaceen, so finden wir für unser Prinzip eine Bestätigung.

Die in tiefen Brunnen oder in den Gewässern der Höhlen lebenden Tiere sind ebenfalls dauernd vom Licht ausgeschlossen. Die Gewässer in den Höhlen sind meist derartige, dass eine periodische Wanderung ans Tageslicht ausgeschlossen ist. Die in der Tiefe unserer Süßwasserseen vorkommenden Formen haben aber keine zu großen vertikalen Wanderungen befähigten Larvenformen. Die *Cambarus*-Arten aus den Höhlen haben ebenfalls wie unsere Flusskrebse eine direkte Entwickelung, und bei dem blinden Höhlenfisch *Amblyopsis* kommt nach Eigenmann eine besondere Form der Brutpflege vor, indem das alte Tier die Larven unter seinem Kiemendeckel beherbergt.

So steht es denn in voller Uebereinstimmung mit meiner Theorie, wenn wir hier nirgends höher angepasste Augen finden, sondern bei den echten Angehörigen dieser Lebensgruppen nur solche mit irgendwie verkümmerten Augen.

Alle die aufgeführten Thatsachen haben uns also zu der Auf-

fassung hingeleitet, dass das Licht auf die Ausbildungsstufe der Augen der Tiefseekrabben einen sehr wichtigen Einfluss übt. Welcher Art ist aber dieser Einfluss? Wir haben bisher nur Thatsachen beigebracht, welche es unwahrscheinlich machen, dass die Natur den Umweg der Selektion eingeschlagen habe. Die Thatsachen sprachen mehr für eine irgendwie geartete direktere Beziehung zwischen Licht und Sehorgan.

Im Anfang meiner Untersuchungen hatten mich meine Befunde der Annahme geneigt gemacht, dass die Pigmententwickelung — um diese zunächst zu behandeln — von der Belichtung des Auges abhängig sei. Denn ich hatte bei einigen Formen, deren erwachsene Tiere deutliches Pigment in den Augen zeigten, an den jungen Stadien kein solches nachweisen können. Aber dann hätte ich meine Erklärung auf die Krustaceen beschränken müssen; denn wie viele Tiere machen ihre Entwickelung im Innern des Muttertieres oder in dichten Eischalen durch und schlüpfen mit gut pigmentierten Augen aus! Eine derartige Beschränkung wäre aber einer so allgemeinen Thatsache, wie der Pigmentbildung gegenüber, nicht am Platze gewesen. Zudem fand ich später bei *Geryon affinis* aus mehr als 1000 m Tiefe, dass die noch in den Eischalen eingeschlossenen Larven deutlich pigmentierte Augen besaßen.

Abhängigkeit der Pigmentbildung von Licht ist aber nun sichere Thatsache. Es steht fest, dass sich das Pigment im Licht vermehrt. Ob es sich im Dunkeln vermindert, ist nicht sicher, aber jedenfalls vermehrt es sich in der Dunkelheit nicht.

Wir müssen daher annehmen, dass der dauernde Aufenthalt im Dunkeln die Pigmentbildung unterdrückt; wenn das Pigment einmal gebildet ist, so wird es durch Lichtmangel wohl nicht zur Rückbildung gebracht. Die Fähigkeit, die Pigmentierung der Augen auf die Nachkommenschaft zu vererben scheint aber keine absolute zu sein, sondern sie scheint nach Ablauf einer Anzahl von Generationen zu erlöschen, wenn nicht das Licht von neuem als Entwickelungsreiz wirken und die Pigmentbildung von neuem auslösen kann.

Dies ist nur die Skizze einer Theorie, welche ich in Zukunft näher zu prüfen gedenke. Diese Theorie einer direkten Beeinflussung ist in dieser Form natürlich nur auf die Arten mit rückgebildeten Augen anzuwenden. Wie sollen wir uns aber die höher angepassten Augen ohne die Wirkung der Auslese auf variierende Formen entstanden denken?

Auch hier möchte ich, ehe ich den kaum zu prüfenden Weg der Selektionshypothese annehme, eine Möglichkeit erörtere, auf welche mich ebenfalls das Vorkommen einer „Standortsvarietät“ geführt hat.

Grassi hat aus der Cloaca maxima von Rom eine Aalform beschrieben, welche sich von den gewöhnlichen Aalen dadurch unterscheidet, dass sie in ähnlicher Weise vergrößerte Augen besitzt, wie viele Tiefseefische. Auch die geschlechtsreifen Aale der Tiefsee und die ebendort lebenden jungen Leptocephalen haben ja die vergrößerten Augen. Jene Kloakenaale müssen von Montéeaalen abstammen, welche wie sonst in die belichteten Flüsse hier in die Dunkelheit der Kloake als kleine Tiere eingewandert sind. Unter dem Einfluss des Lichtmangels entwickelte sich hier also eine Standortsvarietät mit Dämmerungsaugen.

Welche Gesetzmäßigkeiten im einzelnen sich dabei verknüpfen müssen, um so angepasste Augen zu erzeugen, ist allerdings selbst bei dieser Annahme noch vollkommen rätselhaft. Wir müssen den Vorgang studieren, um den Schlüssel zu finden. Wir haben im Verlauf dieser Erörterung an verschiedenen Punkten gesehen, dass nur die Beobachtung, nicht die freie Spekulation uns neue Wege weist.

Und so betrachte ich es denn als das wesentliche Ergebnis dieser Untersuchung, dass ich zu präzisen Fragestellungen geführt worden bin, welche eine experimentelle Untersuchung zulassen.

Die Experimente habe ich begonnen und hoffe in nicht zu langer Zeit über sie berichten zu können.

Ueber das Vorkommen von Borstenbüscheln an den Randzellen bei Pediastren.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

In Nr. 19 des „Biol. Centralblattes“ (vom 1. Oktober 1898) habe ich eigenartige borstenartige Anhängsel beschrieben, welche sich bei den Pediastren einer bestimmten Lokalität im Königreiche Sachsen vorfanden, wo ich zu jener Zeit planktologische Untersuchungen anstellte. Es war dies der Großteich zu Deutschbaselitz in der Nähe von Kamenz, dessen Wasserfläche 100 Hektar einnimmt, bei einer durchschnittlichen Tiefe von nur drei Metern. In diesem mächtigen Teichbecken zeigten sich die Vertreter der in Rede stehenden Palmellaceen-Familie fast sämtlich mit Borstenbüscheln ausgerüstet, welche auf den Fortsätzen der Randzellen standen und den Eindruck von steifhaarigen Pinseln machten. Die Borsten hatten eine Länge von 15—20 μ und schon ganz kleine *Pediastrum*-Scheiben (von bloß 70 μ) waren mit solchen Ausläufern versehen. Da die betreffenden Pediastren frei im Wasser flottierend angetroffen wurden, so glaubte ich annehmen zu dürfen, dass es sich in diesem Borstenbesatz um eine Schwebvorrichtung handle, wie wir sie neuerdings vielfach bei limnetischen Algen aufgefunden

haben, deren Wasserverdrängungsfähigkeit, resp. Formwiderstand im Sinne von W. Ostwald[1]) dadurch erhöht wird, um die innere Reibung des Wassers, welche dem Untersinken solcher kleiner Objekte entgegenwirkt, besser ausnützen zu können. In Verbindung mit dem durch die Oberflächenvergrößerung gleichzeitig verminderten spezifischen Gewicht gelangt dann auf diese Weise ein bedeutend erhöhtes Schwebvermögen bei den bezüglichen Algen zur Ausbildung, durch welches dieselben näher an der Oberfläche des Wasserspiegels gehalten und damit in die Lage versetzt werden, das Sonnenlicht ausgiebiger für ihre Assimilationsthätigkeit zu verwerten.

Die *Pediastrum*-Arten, bei denen ich diese Büschel von Schwebborsten beobachtete, sind *Pediastrum duplex* Meyen sowie dessen Varietäten *clathratum* A. Br. und *reticulatum* Lagerheim. Der Bremer Algenforscher E. Lemmermann hat deshalb bei diesen drei Pediastren eine borstenlose und eine mit Borsten versehene Form unterschieden, die nun als *forma setigera* Zach. der andern gegenübergestellt wird.

Vor einiger Zeit ist nun aber das Vorkommen solcher Schwebborstenbüschel bei *Pediastrum* von einem schweizerischen Forscher[2]) in Zweifel gezogen und es als wahrscheinlich hingestellt worden, dass jene Gebilde vielleicht nur „eine Begleiterscheinung der Eintrocknung“ seien, die sich geltend mache, wenn man das Wasser aus einem freiliegenden Planktonpräparat verdunsten lasse. Die Auftrocknung kleiner Planktonmengen hatte ich nämlich empfohlen, um die zarten Borstengebilde bei der mikroskopischen Besichtigung besser ins Relief zu setzen. Auf dieselbe Weise macht man bekanntlich die langen Kieselstrahlen von *Stephanodiscus hantzchianus* sichtbar; nicht minder die hyalinen, dünnen Schwebborsten von *Richteriella botryoides* und die borstigen Körperanhänge der Mallomonaden. Dabei fällt es aber niemanden ein, diese Methode als unbrauchbar oder zu Irrtümern führend hinzustellen. Im Gegenteil verdanken wir derselben in manchen Fällen die wertvollsten Aufschlüsse über gewisse Strukturverhältnisse zarter Diatomeen, wie z. B. derjenigen von *Rhizosolenia longiseta* und *Attheya Zachariasi*, die wir — ohne Anwendung der Auftrocknungsmethode — nur sehr schwer würden feststellen können. Wenn aber dieses Verfahren in den hier erwähnten Fällen zum Ziele führt, so wird es wohl auch seinen Zweck hinsichtlich der Pediastren erfüllen, deren Borstenbüschel man bei günstiger Beleuchtung auch schon an den noch im Wasser befindlichen Objekten zu erkennen vermag.

---

1) Vergl. W. Ostwald: Zur Theorie des Planktons. Biologischee Centralbl. Nr. 20—22, 1902.

2) T. Waldvogel: Das Lankerried und der Lützelsee. Zürich 1900, S 49.

Hierzu kommt aber noch, dass mehrere Forscher diese beborsteten Pediastren von mir demonstriert erhalten haben, wie z. B. die bekannten Algologen Br. Schröder und E. Lemmermann, sowie der Petersburger Universitätsprofessor S. A. Nadson, der im Sommer 1898 hier in Plön war. Neuerdings hat auch Dr. M. Marsson Pediastren mit Borsten in dem Grunewaldsee vorgefunden und Prof. H. Molisch in Prag traf solche Cönobien ebenfalls vor kurzem (1902) bei Prag an. Hiernach bedarf es also keines weiteren Zeugnisses mehr, dass Schwebborstenbüschel bei Pediastren thatsächlich vorkommen und dass von künstlich erzeugten Gebilden dabei keine Rede sein kann. Wenn es bisher nur wenigen Forschern geglückt ist, diese interessanten Anhängsel bei den oben genannten Varietäten von *Pediastrum duplex* aufzufinden, so rührt das wahrscheinlich daher, dass sie nur an ganz bestimmten Lokalitäten zur Entwickelung gelangen und dass diese letztere vielleicht auf gewisse Jahreszeiten beschränkt ist. In den holsteinischen Gewässern z. B., von denen ich doch Hunderte untersucht habe, sah ich bisher stets nur Pediastren ohne Borsten. Nicht ein einziges Mal habe ich auch nur die Andeutung eines derartigen Auswuchses bei den Plöner Pediastren bemerkt. Dass Professor C. Schröter in Zürich dünne, stachelartige Anhängsel bei *Pediastrum clathratum* aus einem schweizerischen See antraf, ist früher im Biolog. Centralblatt bereits von mir erwähnt worden. [89]

A. M. Luzzatto (Venedig). Ueber Ergebnisse der Nervenzellenfärbung in unfixiertem Zustand.

Berl. klin. Wochenschr. 1902 Nr. 52.

Die vorliegende kleine Arbeit gehört in den Umkreis der besonders durch Paul Ehrlich bei den Medizinern in Schwung gebrachten Versuche, eine Mikrochemie der Zellen aus den Beziehungen der verschiedenen Zellbestandteile zu verschiedenen, in ihrem chemischen Verhalten bekannten Anilinfarbstoffen aufzubauen.

Verf. hat sich die Aufgabe gestellt, eine Zellart im unfixierten Zustande in dieser Richtung zu untersuchen, die, seit der letzten Periode der Mikroskopie, fast nur fixiert, nach der Einwirkung mannigfacher Reagentien zur Beobachtung gelangte, nämlich die Nervenzellen von Säugetieren: er entnahm Kaninchen Teile des Centralnervensystems noch lebenswarm und untersuchte außerdem möglichst frisches Material aus menschlichen Leichen, ohne wesentliche Unterschiede zwischen beiderlei Material zu finden. Dabei bediente er sich zweier Methoden; hauptsächlich einer, die nach Kenntnis des Referenten von Unna erfunden und sehr geeignet für derartige Untersuchungen ist: die zu benützenden Farbstofflösungen

werden in dünnster Schicht auf gut gereinigten Deckgläschen angetrocknet und das Material auf diesen Deckgläschen, ohne Zusatz irgend welcher Flüssigkeit, zerzupft; dann werden die Deckgläschen sofort mit dem Präparat nach unten auf einen hohlgeschliffenen Objektträger gelegt und durch Umranden vor Verdunstung geschützt. So gelingt es, die Farbstoffe an die zu färbenden Zellen zu bringen, ohne die sie umspülende Gewebsflüssigkeit sonst irgendwie in ihrer Zusammensetzung zu verändern.

Außerdem brachte Verf. auch kleine Gewebsstückchen in gesättigte Farblösungen in physiologischer Kochsalzlösung und zerquetschte nach kürzerer oder längerer Einwirkung kleine Teilchen davon unter dem Deckglas.

Mit einem Farbstoff allein (Methylenblau oder Toluidinblau) konnte der Verf. die Nissl'schen Granulationen vortrefflich färben. Da eine fällende Wirkung des so wenig giftigen Methylenblaus ausgeschlossen erscheint, glaubt er damit (in Bestätigung früherer Untersuchungen) nachgewiesen zu haben, dass diese Granulationen kein Kunstprodukt seien; jedenfalls hängt ihre Darstellung durchaus nicht von der Wirkung irgend einer Fixationsflüssigkeit ab.

Für wichtiger hält Verf. die Ergebnisse seiner Versuche mit Farbstoffgemischen. Um sie kurz wiederzugeben, müssen wir uns der von Paul Ehrlich und seinen Schülern geschaffenen Ausdrücke bedienen. Diese bezeichnen Substanzen als acidophil und als basophil, je nachdem sie aus dem neutralen Gemisch (oder der Verbindung?) von sauren und basischen Farbstoffen sich mit diesen oder jenen Komponenten färben, als neutrophil aber, wenn sie unter gleichen Bedingungen beide Farbstoffe aufnehmen und deshalb eine Mischfarbe darbieten. Außerdem werden auch Mischungen von zwei basischen Farbstoffen, von denen der eine rote, der andere blaue oder grüne Färbung hervorruft, verwendet, und da es sich gezeigt hat, dass gewisse Zellbestandteile unter solchen Bedingungen sich immer rot oder aber immer blau oder grün färben, so spricht man von erythrophilen, cyanophilen und, wenn auch hier Mischfarben auftreten, amphophilen Substanzen.

Verf. arbeitete mit verschiedenen Gemischen von zwei basischen Farbstoffen, nämlich Methylgrün je mit Pyronin, Magenta oder Safranin kombiniert und mit den als Triaciden bezeichneten neutralen Lösungen saurer und alkalischer Farbstoffe. Alle diese Methoden geben kleine Unterschiede in den erhaltenen Bildern, auf die wir hier nicht eingehen können. Wir wollen nur die allgemeineren Ergebnisse kurz mitteilen. Die Kernkörperchen von allen untersuchten, Glia- und verschiedenartigen Nervenzellen, waren immer basophil und erythrophil; die Kernmembranen boten wechselnde Bilder auch bei gleichartigen Zellen. Im übrigen aber zeigten sich folgende gesetzmäßige Unterschiede: die Kerne der Gliazellen sind (wie die der meisten Gewebszellen der Metazoën) stark basophil und cyanophil, doch konnte Verf. in ihnen erythrophile Nukleoli und auch noch neben diesen erythrophile Granulationen nachweisen. Aehnlich verhielten sich die Zellkerne der

Granularschicht des Kleinhirns, die neben vorwiegenden cyanophilen auch erythrophile Bestandteile erkennen ließen.

Bei den kleinen und mittleren Nervenzellen tritt dann vorwiegend neutrophile und amphophile Färbung des Kerns auf, innerhalb deren sich aber noch einige cyanophile Körperchen nachweisen lassen. Bei den großen Nervenzellen lassen sich solche in den großen Kernen nur noch zuweilen finden, während das große Kernkörperchen auch durch seine Baso- und Erythrophilie sich scharf vom übrigen Kern unterscheidet. Verf. spricht die Vermutung aus, dass diese stufenweise Umbildung der den Kern aufbauenden Substanzen zusammenhänge mit der speziellen Anpassung der großen Nervenzellen an ihre Funktion einerseits und dem Verlust der Reproduktionsfähigkeit bei denselben andererseits.

Wichtig erscheint es, dass bei den angewandten Färbemethoden die Nissl'schen Granula sich deutlich von den Kernsubstanzen durch andere Färbung unterschieden, also auch wohl chemisch von diesen verschieden sind. Sie erweisen sich, im unfixierten Zustand, als ausgesprochen basophil und erythrophil. Mit den Triacidlösungen aber konnten sie, wie auch die Kernkörperchen der Glia- und Granularschichtzellen, nicht oder kaum dargestellt werden.

Endlich konnte der Verf. an den unfixierten großen Nervenzellen mit sämtlichen angewandten Färbungen eine fibrilläre Streifung nachweisen, die in den protoplasmatischen Fortsätzen sehr deutlich war, sich aber in den Zellleib nicht verfolgen ließ, wohl infolge der Dicke der Zellleiber und weil sie durch die Nissl'schen Granula verdeckt wurde.

Die Streifen waren sehr fein, parallel und schwach rötlich gefärbt; an ungefärbten Zellen konnte sie Verf. nie erkennen.

Diese Beobachtung wird vielleicht zu einem zweckmäßigen Demonstrationsverfahren des fibrillären Baues der frischen Nervenzellen Anlass geben. W. R. [56]

Paul Ehrlich, Rudolf Krause, Max Mosse, Heinrich Rosin und Karl Weigert, in Verbindung mit vielen Mitarbeitern:

Encyklopädie der mikroskopischen Technik mit besonderer Berücksichtigung der Färbelehre.

Berlin u. Wien, Urban u. Schwarzenberg 1903, 2 Bde. Lex 8°, 1400 S., 134 Abb.

Die Namen der Herausgeber bürgen schon dafür, dass in dem Werke der ganze Inhalt der Größe des Planes und den hochgesteckten Zielen durchaus würdig sei. Als solche werden in der Vorrede aufgeführt, dem mit dem Mikroskop arbeitenden Biologen das Nachsuchen in verschiedenen Lehrbüchern und Anleitungen, das mühsame Aufsuchen der dort ungenügend bezeichneten Originalarbeiten, die Benutzung von umfangreichen und schwer zugänglichen Handbüchern der Chemie, der chemischen Technologie und der praktischen Färberei und endlich das Studium der neuerdings

erschienenen umfangreichen Spezialuntersuchungen über die Theorie der Fixation und Färbung für mikroskopische Zwecke zu ersparen, und ihm doch genügende Auskunft zu erteilen, mag er sich nun über die Technologie eines Nachbarfaches, über die zweckmäßigsten Untersuchungsmethoden für irgendwelche Objekte, über irgend einen der zahllosen Farbstoffe oder ein anderes Reagenz, über Instrumente oder kleine Kunstgriffe der mikroskopischen Technik oder endlich über die theoretischen Grundlagen des von ihm geübten Verfahrens unterrichten wollen.

Zu diesem Zwecke haben die Herausgeber eine sehr große Zahl von Mitarbeitern mit meist sehr klangvollen Namen herbeigezogen, die über das Gebiet ihrer Spezialuntersuchungen ausführlichere, oder über von ihnen ausgearbeitete Methoden kürzere Aufsätze beigesteuert haben; alle diese Aufsätze sind von den Verf. unterzeichnet und jedem ist ein Verzeichnis der wichtigsten Originalarbeiten beigefügt. Dazwischen sind unzählige Angaben über einzelne Farbstoffe und Reagentien und andere kleine Erläuterungen eingestreut, die R. Krause geschrieben hat, und die häufig ebenfalls durch Litteraturangaben ergänzt werden.

Was in diesem Werke geboten wird, lässt sich von einem einzelnen Referenten und nach kurzem Studium nicht vollkommen würdigen; soweit Referent sich ein Urteil erlauben darf, ist es kaum zu übertreffen. Ganz besonders gilt dies von den Aufsätzen über Untersuchungsmethoden für die einzelnen Gewebe und Organe der höheren Wirbeltiere, in gesunden und in pathologischen Zuständen; diese Aufsätze sind auch meist von den erfolgreichsten Bearbeitern des Gebiets und recht ausführlich, aber zugleich auch sehr übersichtlich und klar geschrieben.

In den Artikeln über die Theorien der Fixation, der Färbung, der Metachromasie u. s. w. kommen viele der Forscher zu Wort, die sich neuerdings mit Untersuchungen über die theoretischen Grundlagen der mikroskopischen Technik beschäftigt haben: da finden sich unter verschiedenen Stichworten manche Behauptungen, die einander geradezu widersprechen; aber der Leser, der sich über diese Fragen orientieren will und, die beiden Bände durchblätternd, alle einschlägigen Aufsätze liest, erhält dadurch neben mannigfacher Anregung auch sogleich einen Ueberblick, wie viel auf diesem schwierigen Forschungsgebiet noch strittig und was trotzdem allgemein anerkannt ist.

Nicht ganz so ausführlich, wie die schon genannten Gebiete, scheinen dem Ref. die speziell botanischen und zoologischen Untersuchungsmethoden und Objekte der Mikroskopie behandelt zu sein. Wie weit thatsächlich in diesen Gebieten die Spezialisierung und Verfeinerung der mikroskopischen Technik zurückgeblieben ist hinter dem Ausbau, den die Mediziner den Untersuchungs- und Färbemethoden z. B. für das Centralnervensystem, das Blut, die Haut haben angedeihen lassen, kann Ref. nicht beurteilen. Wie dem aber auch sein mag, auch wenn Botaniker und Zoologen keine so ins Einzelne gehende Belehrung für ihre Spezialzwecke in dem

Werke finden sollten, als der Anatom und Patholog, wird doch auch ihnen das Werk als Nachschlagebuch unentbehrlich und zur Orientierung über die Färbemethoden im allgemeinen und die Arbeitsweise anderer Forscher sehr nützlich sein. Es wird deshalb in keinem mikroskopischen Laboratorium fehlen dürfen.

Auch das Gebiet der Bakteriologie hätte Ref. gern noch etwas ausführlicher behandelt gesehen; die Artikel über den Nachweis einzelner wichtiger Bakterienarten sind zwar durchaus zweckentsprechend, aber ein allgemeiner Artikel über Bakterienfärbung fehlt ganz. So sucht man vergebens nach einer übersichtlichen Darstellung der verschiedenen, größtenteils problematischen aber doch sehr wichtigen Versuche, an den Bakterien verschiedene Substanzen, Hüllmembranen und Inhalt, Kern und Protoplasma zu unterscheiden und darzustellen oder nach einer Beschreibung der durch Plasmolyse und andere Faktoren bedingten verschiedenen Bilder, die dieselben Bakterien mit verschiedenen Farblösungen darbieten; ja auch nach den Stichworten Polfärbung, Sporen und Sporenfärbung sucht man vergebens, findet aber unter Milzbrandbazillen und Pest hierhergehörige Angaben. Das sind aber kleinere Mängel. Ref. möchte, ohne das Lob des ganzen Werkes irgendwie einzuschränken, hier noch einige solche anführen, mit dem aufrichtigen Wunsche, dass recht bald eine Neuauflage des Werkes nötig und dabei Gelegenheit zur Ausmerzung dieser kleinen Mängel gegeben sein möge.

So ist unter Geißelfärbung von Bakterien nur ein kleiner Teil der vielen Vorschriften, auch nur spärliche Litteraturangaben, und von Versilberungen lediglich das van Ermengem'sche Verfahren angeführt; das vortreffliche Zettnow'sche wird zwar unter Silbermethoden abgehandelt, aber an jenem Orte fehlt ein Hinweis darauf.

Will man die Herkunft des Hämatoxylins erfahren, so wird man auf Blauholz verwiesen, und dort findet man nur „s. Hämatoxylin"; nur der Wissende findet dann alle gewünschten Einzelheiten unter Campecheholz. Eine auffallende Abweichung von der alphabetischen Ordnung ist die Einreihung von Hämateïn zwischen Hämatoxylin und Hämatoxylin-Chromsalze.

Eine Einfügung von noch mehr Stichworten mit Hinweisen, unter welchen Stichworten sich die betreffenden Angaben finden, würde wohl die Benützung noch erleichtern, ohne allzuviel Platz zu erfordern. Sehr nützlich dagegen erscheint mir das Autorenregister, das mit den betreffenden Seitenzahlen am Schlusse des Werkes sich findet; es wird in vielen Fällen gute Dienste leisten, wenn man ein bestimmtes Verfahren sucht, ohne sich über das betreffende Stichwort klar zu sein. **W. Rosenthal.** [55]

Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

28. Versammlung zu Dresden in den Tagen vom 16. bis 19. September 1903.

Tagesordnung: Mittwoch, den 16. September. I. Nach welcher Richtung bedürfen unsere derzeitigen Maßnahmen zur Bekämpfung der Tuberkulose der Ergänzung? Referent: Professor Dr. Karl Fränkel (Halle). II. Hygienische

Einrichtungen der Gasthäuser und Schankstätten. Referent: Reg.- und Medizinalrat Dr. Bornträger (Danzig).

Donnerstag, den 17. September. III. Die gesundheitliche Ueberwachung des Verkehrs mit Milch. Referent: Professor Dr. Dunbar (Hamburg). IV. Reinigung des Trinkwassers durch Ozon. Referent: Geh. Regierungsrat Dr. Ohlmüller (Berlin).

Freitag, den 18. September. V. Die Bauordnung im Dienste der öffentlichen Gesundheitspflege. Referenten: Geh. Baurat Stübben (Köln), Geh. Regierungsrat Dr. Rumpelt (Dresden).

Anmeldung zur Mitgliedschaft nimmt der Unterzeichnete entgegen.

Frankfurt a. M., 1. April 1903.

Der ständige Sekretär:
Geh. Sanitätsrat Dr. A. Spiess.

Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte.

Die 75. Versammlung findet vom 21. bis 26. September in Kassel statt. Den Vorsitz führt Herr Prof. Van't Hoff-Berlin. Die Geschäftsführung liegt in den Händen der Herren Prof. Hornstein, I. Geschäftsführer, Dr. med. Rosenblath, II. Geschäftsführer, Dr. med. Ad. Alsberg, Schriftführer, Bankier Koch, Kassenführer, sämtlich in Kassel.

Tagesordnung: I. Montag, den 21. September: 1. Allgemeine Sitzung. 1. Eröffnungsrede. 2. Begrüfsungsansprachen. 3. Vortrag des Herrn Prof. Ladenburg aus Breslau über den „Einfluss der Naturwissenschaften auf die Weltanschauung". 4. Vortrag des Herrn Prof. Dr. Th. Ziehen aus Utrecht über „Physiologische Psychologie der Gefühle und Affekte".

II. Mittwoch, den 23. September: Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen. 1. Vortrag des Herrn Prof. Dr. A. Penck aus Wien über „Die geologische Zeit". 2. Vortrag des Herrn Prof. Dr. G. S. Schwalbe aus Strafsburg über „Die Vorgeschichte des Menschen". 3. Vortrag des Herrn Sanitätsrats Dr. M. Alsberg aus Kassel über „Erbliche Entartung infolge sozialer Einflüsse".

III. Donnerstag, den 24. September: Sitzung der medizinischen und der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe. 1. In der medizinischen: Lichttherapie. a) Herr Dr. Paul Jensen (Breslau): Die physiologischen Wirkungen des Lichts; b) Herr Prof. H. Rieder (München): Die bisherigen Erfolge der Lichttherapie. 2. In der naturwissenschaftlichen: Ueber naturwissenschaftliche Ergebnisse und Ziele der neuen Mechanik. a) Herr Prof. Dr. Schwarzschild (Göttingen): Astronomische Mechanik; b) Herr Prof. Dr. Sommerfeld (Aachen): Technische Mechanik; c) Herr Prof. Dr. Otto Fischer (Leipzig): Physiologische Mechanik. An sämtliche Vorträge schliefsen sich Besprechungen an.

IV. Freitag, den 25. September: 2. Allgemeine Sitzung. 1. Vortrag des Herrn W. Ramsay aus London über „Das periodische System der Elemente". 1. Vortrag des Herrn Prof. Dr. H. G. Griesbach aus Mülhausen i. E. über den „Stand der Schulhygiene". 3. Vortrag des Herrn Geh. Rat Prof. Dr. E. v. Behring aus Marburg a. Lahn über die „Tuberkulosebekämpfung". 4. Schluss der Versammlung.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. August 1903. № 18.

Prof. A. Fleischmann über die Darwin'sche Theorie[1]).

Eine kritische Besprechung von L. Plate, Berlin.

Wenn ich das neueste Werk des Fleischmann'schen Skepticismus im folgenden einer kritischen Besprechung würdige, so muss ich mich vor meinen zoologischen Fachgenossen und vor allen denjenigen, welche sich mit selbständigen biologischen Forschungen beschäftigen, zuerst entschuldigen, denn Fleischmann hat durch sein vor zwei Jahren veröffentlichtes Buch[2]) über den „Zusammenbruch der Descendenzlehre" das Anrecht verwirkt, auf dem Gebiete der theoretischen Biologie ernstlich beachtet zu werden. Wie ich in einem längeren Aufsatze[3]) dargethan habe, behandelt dieses Buch seinen Stoff mit der größten Einseitigkeit, und außerdem vertritt der Verfasser einen im Prinzip unrichtigen erkenntnistheoretischen Standpunkt, der bei strenger Durchführung zur Vernichtung jeder Wissenschaft führen würde; er verwirft nämlich jede theoretische Spekulation und will nur das als gesicherte wissenschaftliche Erkenntnis gelten lassen, was durch direkte sinnliche Wahrnehmung, „durch einen Augenzeugen", beobachtet worden ist. Da nun jede Wissenschaft mehr ist als eine bloße Sammlung em-

1) A. Fleischmann, Die Darwin'sche Theorie. Gemeinverständliche Vorlesungen über die Naturphilosophie der Gegenwart, gehalten vor Studierenden aller Fakultäten. Leipzig, Georg Thieme, 1903, VII + 402 p., 26 Textabbildungen.

2) A. Fleischmann, Die Descendenzlehre, Leipzig, Georgi, 1901, 274 p.

3) L. Plate, Ein moderner Gegner der Descendenzlehre. Biol. Centralbl. XXI, 1901, p. 133—144, 161—172.

pirischer Thatsachen und erst dadurch zur Wissenschaft wird, dass sie die Beobachtungen nicht nur registriert, sondern aus ihnen auf spekulativem Wege allgemeine Gesetze erschließt, welche den inneren Zusammenhang heterogener Thatsachen verständlich machen und Theorien [1]) aufstellt, welche ganze Reihen von Beobachtungen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu überschauen gestatten, kurz gesagt, weil in das Chaos der sinnlichen Wahrnehmungen nur durch außersinnliche, geistige Abstraktion Ordnung und Verständnis zu bringen ist, hierin aber der Endzweck aller Wissenschaft liegt, so führt der Fleischmann'sche Standpunkt zur Aufhebung der Wissenschaft und sein Urheber kann getrost vernachlässigt und sich selbst überlassen werden. Hätte er Recht, so gäbe es überhaupt keine Geschichte; weder eine solche der Erde, die der Geologe aus den gegenwärtig am Erdkörper arbeitenden Kräften und aus der Schichtenfolge rekonstruiert, noch eine der Organismen, welche der Biologe nach den Versteinerungen und nach den Eigenschaften der recenten Lebewelt entwirft, noch endlich des Menschen, denn die historischen Dokumente basieren nur zu oft auf menschlich unvollkommenen oder irrigen Beobachtungen. Auch alle die Hypothesen und Theorien über den Aether und seine Schwingungen, die Atome, die Moleküle und die Gesetze ihrer Verbindungen, denen die moderne Physik und Chemie ihre staunenswerten Resultate verdanken, wären Irrwege, weil „man Naturereignisse nur durch Beobachtung wirklich kennen lernt und dort, wo sich die Beobachtung von selbst verbietet, die Grenze nicht bloß der Naturforschung, sondern alles menschlichen Wissens überhaupt gesteckt ist“ (p. 362). Dieser Standpunkt ist so absonderlich, dass man im Zweifel ist, ob man sich mehr über den in ihm zum Ausdruck gebrachten übertriebenen Skepticismus oder

1) Selbst der Pater Wasmann giebt dies zu, indem er schreibt (Gedanken zur Entwickelungslehre, in „Stimmen aus Maria-Laach“, 1902, Heft 8): „Die Hypothesen oder „Annahmen“ sind in der Naturwissenschaft unentbehrlich; ohne sie giebt es auf diesem Gebiete überhaupt keine Wissenschaft, die eine scientia rerum ex causis ist, sondern nur einen krassen Empirismus, der sich mit den Beobachtungsthatsachen begnügt, ohne über das Wie und das Warum derselben nachzudenken“. Diese Schrift ist von Interesse, weil sich der verdiente Ameisenforscher in ihr offen für die Abstammungslehre ausspricht, allerdings mit bedenklichen Einschränkungen. Der Mensch soll an dem allgemeinen Evolutionsgesetz nicht teil haben, sondern durch einen wirklichen Schöpfungsakt entstanden sein. Er motiviert dies mit der sonderbaren Logik: die „menschliche Seele als geistiges Wesen kann selbst durch Gottes Allmacht nicht aus der Materie hervorgebracht werden wie die Wesensformen der Pflanzen und Tiere.“ Dass Gott allmächtig und trotzdem in seiner Wirkungssphäre beschränkt sei, ist eine contradictio in adjecto. Ferner soll eine Urzeugung unannehmbar sein, weil omnis cellula e cellula entsteht (also hier ist es auf einmal nicht erlaubt, die Lücke in den Beobachtungen durch eine Hypothese zu schließen!), woraus dann weiter gefolgert wird, dass Gott so viel „ursprüngliche Schöpfungsakte“ vorgenommen hat, als Entwickelungsreihen vorhanden seien. Diese geschaffenen Organismen seien die „natürlichen Arten“, aus denen durch Evolution die „systematischen Arten“ hervorgegangen seien. Man sieht, zu welchen unerfreulichen Konsequenzen diese Verquickung von Schöpfungslehre und Entwickelungslehre führt.

darüber wundern soll, dass ein an einer deutschen Universität wirkender Professor über die Grundlagen wissenschaftlicher Erkenntnis trotz aller philosophischen Studien derartig mangelhaft unterrichtet ist.

Wenn ich nun trotzdem Fleischmann nicht einfach seinem Schicksal überlasse, so geschieht es nur, weil erstens sein Buch infolge der Stellung seines Autors in den Kreisen der Nicht-Biologen den Eindruck hervorrufen könnte, das Darwin'sche Selektionsprinzip spiele in der Natur überhaupt keine Rolle, die Lehre vom „Kampf ums Dasein" sei ein für alle Male begraben und damit sei auch der Abstammungslehre der Todesstoß versetzt, und zweitens, weil die Wertschätzung der natürlichen Zuchtwahl ein schwieriges, vielumstrittenes Problem ist und ich zu diesem Kampfe ausführlich mich geäußert habe[1]) und mit der Materie vertraut zu sein glaube. Bekanntlich gehen die Meinungen der Fachleute darüber sehr auseinander, welche Tragweite dem Kampfe ums Dasein in der Natur zuzuschreiben ist; allgemein wird zugegeben, dass er sich nicht in seine einzelnen Komponenten auflösen lässt, weil er schon auf kleinem Terrain, etwa in einem Walde, viel zu kompliziert ist, um genau analysierbar zu sein. Es gehört vor allem biologische Erfahrung und Schulung dazu, um das verwickelte Ineinandergreifen aller Faktoren einigermaßen übersehen und abwägen zu können, welche auf eine Art im nützlichen oder schädlichen Sinne einwirken. Wer als Anatom, Physiolog oder Systematiker in der Regel nur das einzelne Individuum untersucht, kann sich hierüber kein Urteil erlauben; hierzu gehören in erster Linie Beobachtungen in der freien Natur, und es ist gewiss kein Zufall, dass die Begründer des Selektionsprinzips, Darwin und Wallace, durch ausgedehnte Sammelreisen ihren Blick für biologische Probleme geschärft hatten. Noch viel weniger können die Paläontologen an der Hand der Versteinerungen über Selektion urteilen, denn die Existenzbedingungen der fossilen Lebewesen entziehen sich in ihren Einzelheiten völlig unserer Kenntnis, die Zusammensetzung der sie umgebenden Fauna und Flora ist nur lückenhaft bekannt, ja oft genug überhaupt nicht zu ermitteln, da die Fossilisierung häufig nicht in situ stattfindet. Dies ist einer der Gründe, weshalb manche bedeutende Paläontologen[2]) sich mit der natürlichen Auslese nicht befreunden können. In dem citierten Buche habe ich alle gegen die natürliche Auslese erhobenen Einwände eingehend besprochen und gezeigt, dass sie entweder belanglos sind oder sehr übertrieben wurden, so dass die Selektion zwar kein Universalmittel ist, aber doch ein unendlich wichtiger Faktor, welcher täglich und stündlich das organische Geschehen beeinflusst und uns allein in den Stand setzt, die vielfach so wunderbar kom-

---

1) L. Plate, Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung. Zweite vermehrte Auflage. Leipzig, Engelmann, VIII + 247 S., 1903.

2) Vergl. Koken, Paläontologie und Descendenzlehre. Vortrag Versamml. Deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg 1901. Separat Jena 1902, p. 3.

plizierten inneren und äußeren Anpassungen zu verstehen. Der richtige Standpunkt ist nach meiner Meinung der, weder von einer „Allmacht“ noch von einer „Ohnmacht“ der natürlichen Zuchtwahl zu sprechen, sondern sie, so wie es unser großer Meister Darwin that, als ein wichtiges regulatorisches Prinzip der Natur anzusehen, welches zusammen mit anderen Kräften die Welt der Organismen regiert. Zu diesen letzteren rechne ich in erster Linie die Lamarck'schen Faktoren (Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe und die durch chemisch-physikalische Reize direkt hervorgerufenen Veränderungen), die zweifellos für die Evolution von großer Bedeutung sind und in manchen Fällen auch einfache Anpassungen direkt hervorgerufen haben mögen. Wie ich in jener Schrift gezeigt habe, genügt aber der Lamarckismus allein nicht zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit, während er zusammen mit dem Selektionsprinzip dieses Kardinalproblem der Biologie befriedigend löst. Ich musste dies vorausschicken, damit der Leser beurteilen kann, von welchem Standpunkte[1]) aus die folgende Kritik geschrieben ist.

Fleischmann stützt sich in seinem Buche in erster Linie auf die beiden Darwin'schen Hauptwerke, von denen er seitenlange Excerpte in solcher Menge bringt, dass ungefähr die Hälfte seines Buches aus Citaten besteht. Von der neueren selektionistischen Litteratur bringt er hingegen sehr wenig, so dass der Leser gar nicht erkennt, dass die Forschung auch auf diesem Gebiete seit Darwin's Tode nicht stehen geblieben ist. Vom Vererbungsproblem ist überhaupt nicht die Rede, und doch richtet sich die Wertschätzung der natürlichen Zuchtwahl erheblich darnach, ob man die während des Lebens erworbenen Eigenschaften als erblich ansieht oder dies verneint. Die Tragweite der Lamarck'schen Faktoren wird ebenfalls nicht erörtert, die sexuelle Zuchtwahl wird nur mit ein Paar Worten gestreift, vom Kampf der Teile im Organismus, von Panmixie und Germinalselektion ist gleichfalls nicht die Rede, und ebensowenig erfährt der Leser davon, dass es wichtige Hilfsprinzipien giebt, welche es verständlich machen, dass ein in seinen Anfangsstadien noch nicht nützliches Organ später von vitaler Bedeutung, d. h. selektionswertig werden konnte. Ich kann also auch diesem Fleischmann'schen Buche den schweren Vorwurf nicht ersparen, dass es seinen Stoff mit der größten Einseitigkeit behandelt und dass der Zusatz des Titelblattes „Vorlesungen über die Naturphilosophie der Gegenwart“ völlig unberechtigt ist, denn von den Problemen, welche die zur Zeit thätigen Selektionisten

1) Dieser Standpunkt ist gewiss nicht extrem. Wenn daher Prof. Jaekel (Naturwiss. Wochenschr. 2, 1903, p. 234) mich zu einem „krassen Selektionisten“ stempelt, so beweist er damit nur seine Litteraturunkenntnis. Ich werde demnächst in dieser Zeitschrift eine ganz ausführliche Analyse der Jaekel'schen Arbeit „Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung“ veröffentlichen und darin darthun, wie unhaltbar die von ihm vertretenen Ansichten sind. Das dürfte die beste Rechtfertigung meiner von Jaekel in äußerst schroffer Form zurückgewiesenen Kritik (ibid. p. 101) sein.

beschäftigen, haben die Erlanger „Studierenden aller Fakultäten" nichts zu hören bekommen. Fleischmann arbeitet fast immer nach der Methode, andere Forscher (außer Darwin) nur dann zu citieren, wenn er sie gegeneinander ausspielen kann; es giebt natürlich in der Selektionstheorie noch manche strittige Fragen, über welche die verschiedenen Forscher sich verschieden geäußert haben. Solche werden von Fleischmann mit Vorliebe herangezogen, um den Leser gründlich von der Unvollkommenheit des menschlichen Wissens zu überzeugen. Da es nicht meine Absicht sein kann, das Fleischmann'sche Buch Kapitel für Kapitel durchzunehmen, so gebe ich hier zunächst eine Uebersicht seines Inhaltsverzeichnisses: Kap. I, Einleitung und Begrenzung der Aufgabe. Kap. II, Die Variabilität, die Vererbung und die künstliche Zuchtwahl. Kap. III, Die Abstammung und die Züchtung der Taubenrassen. Kap. IV, Die Abstammung der Haustiere. Kap. V, Der Kampf ums Dasein. Kap. VI, Die natürliche Zuchtwahl. Kap. VII, Beispiele der natürlichen Zuchtwahl. Kap. VIII, Das Bild der organischen Welt nach Darwin's Auffassung. Kap. IX, Die Entstehung der Giraffe durch natürliche Zuchtwahl. Kap. X, Der Grönlandwal und die natürliche Zuchtwahl. Kap. XI, Die Metamorphose der Fledermaus, der Schwanz und die Milchdrüsen der Säugetiere. Kap. XII, Die Schutzfärbung der Tiere. Kap. XIII, Das Auge und die natürliche Zuchtwahl. Kap. XIV, Die Putzscharte der Bienen und Wespen im Lichte der natürlichen Zuchtwahl. Kap. XV, Die prinzipiellen Fehler der modernen Naturphilosophie. Das Resultat dieser Untersuchung ist, dass die Selektionstheorie ein absolut unbewiesenes Hirngespinnst ist und dass es Pflicht jedes Naturforschers ist, seine Mitmenschen dringend vor der „krankhaften Verderbtheit der Modetheorie" (p. 321) zu warnen. P. 340 schreibt er: „unsere gemeinsamen Studien haben Sie, wie ich hoffe, zu der Einsicht geführt, dass Darwin's Lehre die Menschen aus dem Zeitalter der Aufklärung in eine längst entschwundene Vergangenheit versetzen und sie mit Märchen und Wundern (sic!) abspeisen will." An vielen Stellen drückt sich Fleischmann mit einer Derbheit aus, welche der Beweiskraft seiner Argumentation in den Augen gebildeter Leser schwerlich nützen wird. So behauptet er (p. 366), dass der Darwinismus viele tüchtige Gelehrte „zur Unaufrichtigkeit des Denkens" geführt habe, und auf Weismann's theoretische Darlegung über die Entstehung der Wale antwortet er (p. 271) mit dem Satze „die Vorliebe für Märchen scheint eben im Denken vieler moderner Naturforscher wieder einmal die Oberhand über alle Vorschriften der exakten Forschung gewonnen zu haben und man kann mit einem gewissen Rechte fragen, inwiefern sich die darwinistischen Erzählungen der Walentstehung von der Anekdote unterscheiden" . . . und nun erzählt er eine mittelalterliche Fabel von einem Fischer, der durch vieles Schwimmen schließlich eine Schwimmhaut zwischen den Fingern erlangte und einen vollen Tag unter Wasser bleiben konnte. In dem Kapitel über die „Metamorphose" (sic) der Fledermaus begegnen wir einer ähnlichen Takt-

losigkeit. Obwohl Darwin an der Hand von Beispielen zeigt, dass zwischen einem gewöhnlichen Eichhorn und dem Flattermaki *(Galeopithecus)* alle Uebergänge in der Ausbildung eines Fallschirmes vorliegen und dass durch Verlängerung der Finger aus dem *Galeopithecus* eine Form entstehen würde, die äußerlich im wesentlichen einer Fledermaus entspricht, weist Fleischmann diesen Gedankengang in der schärfsten Form ab und entwürdigt sich zu der Behauptung, dieser ganze Abschnitt erinnere ihn an Hauff's Märchen vom Kalifen zu Bagdad, der durch eine Prise Schnupfpulver in einen Storch verwandelt wurde. Kann ein Gelehrter sich darüber wundern, dass er von den Fachleuten nicht mehr berücksichtigt wird, wenn er zwischen einer sinnlosen Fabel und einer durch Kombination mehrerer Thatsachen gewonnenen wissenschaftlichen Theorie nicht zu unterscheiden vermag!

Fleischmann's ablehnende Haltung beruht in erster Linie auf seinem übertriebenen Skepticismus, der ihn unfähig macht, einen theoretischen Gedankengang zu verstehen. Wie er die Abstammungslehre verwirft, weil „kein Augenzeuge“ dabei war, als aus der fünffingerigen Urform allmählich das einfingerige Pferd wurde, so hält er es für „krankhaftes Spekulieren“, wenn man irgend eine komplizierte Anpassung sich in ihrer Entstehung durch die Annahme verständlich macht, dass der Kampf ums Dasein die jeweilig am besten angepassten Individuen erhielt und die übrigen ausmerzte. Kein Darwinist behauptet, dass die Erklärung das Problem endgültig löst, denn auf die chemisch-physikalischen Ursachen der nützlichen Variationen wirft die Selektion selbstverständlich kein Licht. Aber dieser Gesichtspunkt ist für Fleischmann nicht maßgebend, sondern nur der, dass die einzelnen Stadien der Umwandlung nicht beobachtet wurden; dieser Standpunkt sei nicht krasser Skepticismus, wie die böse Welt behaupte, „sondern die Ansicht eines ausschließlich auf positive Erfahrung sich gründenden Denkers“. Nach meiner Ueberzeugung gehört zur bloßen Verzeichnung der Thatsachen keine nennenswerte Denkarbeit, sondern der Naturforscher steht in diesem Falle auf dem Niveau des gewöhnlichen Bauern, welcher durch den beständigen Umgang mit der Natur im Laufe seines Lebens eine Menge zoologische und botanische Kenntnisse auf Grund „positiver Erfahrung“ sammelt und diese auch durch Ueberlegung bis zu einem gewissen Grade miteinander vergleicht und in seinen Wissensschatz einordnet, und der trotzdem sich nie zu der Höhe wissenschaftlicher Betrachtung erhebt, weil er die Thatsachen nicht durch theoretische Abstraktionen zu verknüpfen vermag. Der Bauer weiß sehr wohl, dass Küken anders aussehen wie erwachsene Hühner, und Hennen verschieden sind von den Hähnen, aber er registriert nur die Thatsache und denkt sich nichts weiter dabei, während der Naturforscher spekuliert und in dem Dunenkleide eine im Laufe der Erdgeschichte entstandene Einrichtung zum Wärmeschutz sieht, welche den Vögeln einen bedeutenden Vorsprung vor den in ihrer Lebensenergie von der Lufttemperatur abhängigen Reptilien verschaffte, u. s. f. Mögen

die Spekulationen im einzelnen oft über das Ziel hinausschiessen oder weit von ihm entfernt bleiben, sie sind trotzdem der eigentliche Lebensnerv der Wissenschaft und führen allein durch wechselseitige kritische Kontrolle, durch einen geistigen Selektionsprozess, zu fortschreitender Erkenntnis und zu wirklichem Verständnis. Fleischmann erweist sich als absolut unfähig, den Wert theoretischer Betrachtungen zu würdigen. Er verlangt, dass jedes einzelne Stadium eines hypothetischen Vorganges direkt ad oculos demonstriert werde, bevor man es als gesichert gelten lässt, d. h. mit anderen Worten, er verwirft jede Spekulation, denn diese fängt dort an, wo uns die Thatsachen im Stiche lassen. Die Darwin'sche Erklärung der Blattschmetterlinge wird energisch zurückgewiesen, denn es bestehe „kein logisches Recht", die Existenz eines Naturzüchtungsprozesses zu behaupten, solange „für die Vorfahren von Kallima" die einzelnen Phasen der Selektion nicht aufgedeckt seien; an einer anderen Stelle wird sie mit den Worten abgefertigt (p. 318): „seine (Darwin's) Antwort lässt sich nicht mehr festhalten, nachdem, wie wir eben sahen, die Frage in viele Sonderprobleme zerlegt ist, z. B. wie veränderte sich die Flügelform, wie waren früher die Schuppen gefärbt und verteilt, wie erfolgte die Veränderung ihrer Anordnung, wie bildete sich die richtige Haltung der Flügel heraus? u. s. w." Ebensowenig begreift Fleischmann, dass eigentümliche Tierformen uns dadurch verständlich werden, dass wir, von gewissen Thatsachen ausgehend, ein hypothetisches Bild ihrer allmählichen Genese entwerfen. Er führt einen erbitterten Kampf gegen die Anschauung, dass die Wale aus Landsäugern, die Giraffe aus einem kurzhalsigen Huftier entstanden seien, der in der Behauptung gipfelt (p. 361): „Gefördert wird durch die stammesgeschichtlichen Erzählungen, die wir im vorhergehenden kennen gelernt haben, gar nichts; denn ob ich sage, die Fledermäuse stammen von kletternden Tieren, die Giraffen von kurzhalsigen, die Kallima von weniger blattähnlichen — unser Verständnis des gegenwärtigen Sachverhaltes wird dadurch um kein Jota vertieft." Ich glaube diese Proben, deren Zahl leicht vergrößert werden könnte, genügen, um zu zeigen, zu welchen extremen Behauptungen Fleischmann durch seinen maßlosen Skepticismus gedrängt wird.

Zweitens lehnt Fleischmann die Selektionstheorie ab, weil ihm die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl, der Kampf ums Dasein und die Variabilität, nicht so sicher nachgewiesen erscheinen, um daraus den Schluss zu ziehen, dass die bestangepassten Variationen aus jenem Kampfe als Sieger hervorgehen. Mit welcher Logik unser Erlanger Reformator dabei operiert, mag der Leser daraus entnehmen, dass er p. 113 schreibt — und in ähnlicher Weise auch an anderen Stellen —: „Darwin beging nun den großen Fehler, die bange Befürchtung seines Landsmannes (gemeint ist Malthus) nicht bloß für die Menschheit, sondern für den ganzen großen Haushalt der Natur als zutreffend anzusehen und zu behaupten, alle Organismen ständen in einem heftigen Kampfe um

die Nahrung, überhaupt um ihr Dasein", 24 Seiten vorher entwirft er selbst von dem eben geleugneten Kampfe ums Dasein ein blutiges Bild: „Darüber kann nun gar kein Zweifel auftauchen, in der Tier- und Pflanzenwelt herrscht wirklich, da die Arten auf andere Lebewesen als ihre Futtertiere angewiesen sind, ein entsetzlicher Vernichtungskampf . . . Der Löwe zerreißt die Antilope . . . der Hecht die kleinen Karpfenarten[1]) . . . Seesterne fressen die Austern auf . . . die Vögel vertilgen Samen und Früchte." Wenn ein derartiger „entsetzlicher Vernichtungskampf" besteht, so ist doch die Schlussfolgerung unabweisbar, dass in sehr vielen Fällen nur die bestorganisierten Individuen einer Art erhalten bleiben, während alle minder gut ausgerüsteten ihm zum Opfer fallen. Wir verstehen auf diese Weise, warum trotz aller individuellen Variabilität eine Art bei gleichbleibenden Existenzverhältnissen auf der Höhe der einmal erreichten Anpassung sich erhält, während bei veränderter Umgebung sofort eine entsprechende Neu-Anpassung eintreten muss. Damit ist nicht gesagt, dass jeder Organismus, welcher unterliegt, minderwertig organisiert ist. Es giebt zweifellos auch eine „katastrophale Elimination", indem übermächtige Naturkräfte viele Individuen einer Art ohne Unterschied ihrer Konstitution oder ihrer Organisation vernichten, aber der Rest erfreut sich deshalb nicht einer sorglosen Existenz, denn die Beobachtung lehrt, dass jede Art auf jeder Lebensstufe von Gefahren bedroht ist, vor denen sich das Tier oder die Pflanze durch gewisse körperliche oder intellektuelle Vorzüge eventuell schützen kann. Wer etwas biologische Erfahrung besitzt, weiß, dass der Friede in der Natur nur ein scheinbarer ist, oder richtiger gesagt, nur ein vorübergehender, indem der Kampf ums Dasein sich in periodischen Krisen äußert. Dass er sich von Zeit zu Zeit äußern muss, folgt mit zwingender Notwendigkeit daraus, dass jedes Tier mehr Nachkommen erzeugt als existieren können. Fleischmann zeigt (p. 127) an der Hand einer Liste, welche erstaunliche Gefräßigkeit ein junger Kuckuck entwickelt, und will trotzdem nicht zugeben, dass der Kampf ums Dasein irgendwelche Folgen hat. Er schreibt (p. 132): „Ich bin daher überzeugt, Darwin ist das Opfer eines schweren Irrtums geworden, als er der Furcht vor der Ueberfülle an Pflanzen und Tieren in seinem Denken Raum gab und alle weiteren Ueberlegungen durch diese unbegründete Angst bestimmen ließ." Er vermag also nicht einzusehen, dass die Uebervölkerung gerade durch den Kampf ums Dasein vermieden wird, und dass der Darwinismus von einer sehr reellen Basis ausgeht. Fleischmann scheint das Ungenügende seiner Beweisführung selbst gefühlt zu haben, denn p. 138 ff. sucht er den Leser davon zu überzeugen, dass der Kampf der Artgenossen untereinander der entscheidende Vorgang für die Theorie der natürlichen Zuchtwahl sei

1) In Erlangen scheint also Fleischmann auf Grund seiner „positiven Erfahrung" mehrere Species der Gattung *Cyprinus* entdeckt zu haben. Andere Naturforscher kennen nur *C. carpio* L. Doch das nur nebenbei.

und diese mit dem Nachweis des Intraspezialkampfes stehe und falle. Ein solcher sei aber nicht nachgewiesen. „Es wird also recht schwer für einen Darwinisten, draußen in der freien Natur einem Skeptiker die harte Konkurrenz der Artgenossen zu demonstrieren ... Können wir denn mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, dass 220 Hasen in einem Wald von 2300 Hektar sich um das Futter raufen oder dass 10 oder 20 Füchse ebendort sich täglich um dieselbe Beute balgen werden. Beschränken die Rebhühner oder die Kibitze in der nächsten Umgebung von Erlangen sich das Futter fast bis zur bittersten Not? Wenn wir im Walde einen halb angefressenen Hasen finden, können wir behaupten, dass mehrere Raubtiere darum einen erbitterten Kampf geführt haben? ... Ich dagegen glaube, der rücksichtslose Kampf zwischen den Artgenossen ist bisher durch Thatsachen nicht erwiesen." In diesen Sätzen spricht sich ein erstaunlicher Mangel an biologischer Schulung aus. Also weil zufällig in diesen paar Beispielen von einer gegenseitigen Verdrängung der Artgenossen nicht die Rede sein kann, deshalb soll ein Intraspezialkampf nicht existieren. Weiß denn Fleischmann nicht, dass in jedem Fischschwarm, in jeder Raupenkolonie, in jedem Heuschreckenzuge, auf jedem Korallenriff, auf jeder Wiese und in jedem Walde, also überall dort, wo zahlreiche Individuen derselben Art oder nahverwandter Formen dicht beieinander leben, ein äußerst erbitterter Kampf um Nahrung und Raum sehr häufig stattfindet? Und solche Fülle gleichartigsten Lebens finden wir in der Natur doch unendlich oft! Wie häufig sind ferner im Tierreich die Fälle — man denke an dekapode Krebse, karnivore Fische und Raubtiere —, dass die Artgenossen wie Kannibalen übereinander herfallen, sobald sie ein durch Häutung oder Krankheit geschwächtes Tier vor sich haben. Endlich betont Darwin ausdrücklich, dass der Kampf zwischen den Artgenossen nicht allein im Futtererwerb, sondern auch darin sich äußere, dass sie „denselben Gefahren ausgesetzt sind." Hiermit sind nicht die Gefahren gemeint, welche von anderen Arten hervorgerufen werden — diese behandelt Darwin besonders —, sondern er schließt in den Intraspezialkampf den „Konstitutionalkampf" mit ein, den alle Individuen einer Art und des gleichen Wohngebietes gegen die Unbilden der Witterung und drohende Krankheiten führen und in dem das verschiedene Maß an Lebenszähigkeit (Konstitutionskraft) von vitaler Bedeutung ist. Wer nur etwas biologische Erfahrung hat, weiß, wie rigoros diese Art der Auslese ist, namentlich unter jugendlichen Organismen, und dass an jedes Individuum jeder Art im Laufe seines Lebens erhebliche Anforderungen im Ertragen von Hunger und Durst, Hitze und Kälte, Trockenheit und Feuchtigkeit und im Widerstande gegen alle möglichen schädlichen Reize der unbelebten Natur gestellt werden. Hiergegen tritt in der Regel der Interspezialkampf an Intensität erheblich zurück, so dass Darwin sehr mit Recht die Ansicht vertreten hat, „der Kampf wird fast ausnahmslos am heftigsten zwischen den Individuen einer Art sein; denn sie bewohnen

dieselben Bezirke, verlangen dasselbe Futter und sind denselben Gefahren ausgesetzt." Uebrigens ist dieser hier zurückgewiesene Einwand gegen das Selektionsprinzip keineswegs neu, sondern ist schon viel geschickter von Rolph in seinem Buche: Biologische Probleme zugleich als Versuch zur Entwickelung einer rationellen Ethik, Leipzig 1894, behandelt worden, und da aus p. 192 hervorgeht, dass Fleischmann dieses Werk kennt, so wäre es seine Pflicht gewesen, seine Quelle zu nennen. Endlich ist es natürlich unrichtig, wenn Fleischmann die Sache so darstellt, als ob nach Darwin der Interspezialkampf gegen den Kampf der Artgenossen ganz in den Hintergrund trete und die Theorie mit dem letzteren stehe und falle. Fleischmann citiert selbst aus Darwin: „aber der Kampf kann oft auch andererseits sehr heftig zwischen Arten sein, welche auf der Stufenleiter der Natur weit auseinander stehen" und begeht trotzdem jenen Fehlschluss. Welche Form der Kampf ums Dasein annimmt, ist für die Theorie gleichgültig; immer werden diejenigen Anpassungen entstehen, welche den gegebenen Verhältnissen genügen, oder die Art stirbt aus; der Interspezialkampf züchtet hauptsächlich Schutzmittel und Angriffswaffen, während die Konkurrenz unter den Artgenossen die mannigfachen Einrichtungen, welche für eine bestimmte Lebensweise nötig sind oder der Nachkommenschaft zu gute kommen, heranbildet.

Da die Variabilität eine weitere Voraussetzung für die natürliche Zuchtwahl darstellt, so erhebt Fleischmann den Vorwurf, dieses Fundament sei noch nicht genügend sicher nachgewiesen, denn hierzu sei nur die Methode der Variationsstatistik brauchbar. Dieser Einwand ist hinfällig, denn es ist klar, dass man auch ohne die statistische Methode ein Urteil über die Variationsbreite gewinnen kann, während der Wert jener Methode darin besteht, ein Bild des Häufigkeitsverhältnisses der einzelnen Variationen zu entwerfen. Wenn eine Schmetterlingsart in der Färbung variiert, so finde ich schon bei rascher Durchmusterung von ein paar hundert Exemplaren heraus, dass sich vielleicht ein Mitteltypus, ein hellerer und ein dunklerer Typus von Individuen unterscheiden lassen. Die Variationsstatistik vertieft diese Kenntnisse, indem sie die prozentualen Werte dieser Typen und ihrer Uebergänge klarstellt. Sie ist für ein genaues Studium der Variabilität gewiss höchst nützlich, aber nicht unbedingt erforderlich, um das Eingreifen der Selektion zu verstehen; hierzu genügt schon eine ungefähre Kenntnis, welche Variationen nur vereinzelt, und welche in einer größeren Anzahl von Individuen vorkommen.

Im letzten Kapitel bekämpft Fleischmann das Selektionsprinzip noch von einem ganz allgemeinen philosophischen Gesichtspunkt aus, indem er es als verfehlt hinstellt, nach dem Nutzen einer Einrichtung zu fragen. „Es giebt kein Mittel, die Unterscheidung (ob nützlich oder nicht) in praktischen Fällen durchzuführen; denn der Naturforscher kann wohl positive Angaben über die Größe, die Lage, die Form, die Struktur und die physiologische Thätigkeit des Organs geben, welche durch Zahl, Maß, Zeichnung,

durch physikalische Messung und chemische Analyse genau festzustellen sind, aber den Nutzen kann er nicht messen; darüber kann höchstens, wie Kant sagen würde, seine Urteilskraft vernünfteln; er kann seine Privatansicht äußern, ohne allgemeine Anerkennung erwarten zu dürfen, weil es keinen Maßstab für die Nützlichkeit giebt. Sie ist ein ebenso subjektiver Begriff des menschlichen Denkens, wie der Begriff „Zweck", und ihr Wert schwankt ganz nach persönlichem Ermessen ... Das Eingehen auf den Gedanken der Nützlichkeit zeigt den fundamentalen Fehler der Darwin'schen Schule. Die Nützlichkeit ist ein menschliches Urteil (ein Begriff der reflektierenden Urteilskraft, Kant), gemessen nach den persönlichen Bedürfnissen des Individuums oder der menschlichen Gesellschaft, aber ohne Erkenntniswert für das Studium der Tierwelt."

Diese Sätze zeigen wieder deutlich, wie oberflächlich Fleischmann in seinen Gedankengängen ist. Es braucht doch nicht jede Erscheinung messbar zu sein, also in ein mathematisches Gewand gekleidet zu werden, um als gesicherte Wahrheit zu gelten. Alle historischen Thatsachen und alle künstlerischen und geistigen Schöpfungen werden nicht mit der Elle gemessen und sind doch ebenso wahr wie irgend eine zoologische Beobachtung. Dass die Grabfüße dem Maulwurf nützlich sind, kann kein vernünftiger Mensch bestreiten, und da seine nächsten Verwandten und er selbst auf frühen Entwickelungsstadien sie nicht besitzen, so ergiebt sich mit zwingender Notwendigkeit die Frage, wie sind diese nützlichen Grabfüße entstanden. Man kann hierüber sehr verschiedener Meinung sein, aber die Berechtigung der Frage ist unbestreitbar, und Fleischmann hat sich selbst das Urteil gesprochen, indem er ernste wissenschaftliche Probleme als „Scheinfragen" bezeichnet. In unendlich vielen Fällen tritt die Nützlichkeit einer organischen Einrichtung so sinnfällig zu Tage, dass diese Bewertung durchaus nicht „schwankt ganz nach persönlichem Ermessen", ebensowenig wie man darüber verschiedener Meinung sein kann, dass sehr viele rudimentäre Organe bedeutungslos sind. Fleischmann bleibt übrigens, wie so häufig, nicht konsequent, denn p. 385 stellt er es als das höchste Ziel der Wissenschaft dar, „die morphophysiologische Harmonie des Tierkörpers zu ergründen und zu bewundern". Worin kann die Ergründung einer Anpassung anders bestehen als in dem hypothetischen Nachweis der Ursachen, welche zu ihrer Entstehung führten!

Zusammenfassend möchte ich mein Urteil dahin abgeben, dass Fleischmann durch sein neustes Werk den Eindruck bestätigt, dass er als theoretischer Biologe nicht mehr ernst genommen werden kann, weil sein erkenntnistheoretischer Standpunkt, dass in der Wissenschaft nur die direkte Beobachtung Wert haben und jede theoretische Betrachtung verfehlt sein soll, unhaltbar ist, und weil er seinen Stoff mit der größten Einseitigkeit und stellenweise direkt unlogisch behandelt. Er giebt zu, dass ein enormer Vernichtungskampf existiert, und erkennt trotzdem nicht an, dass

derselbe irgendwelche Folgen für die Organisationshöhe der Ueberlebenden hat, obwohl doch zweifellos der Kampf ums Dasein schon dann von größter Bedeutung wäre, wenn er bloß alle Krüppel vernichtete und dadurch einer Vererbung krankhafter Veränderungen vorbeugte. Er bewundert die Harmonie, welche zwischen der Form und der Funktion der Organe besteht, und hält trotzdem die Frage nach der Entstehung derselben für kein wissenschaftliches Problem. Der hochtönende Titel: „Die Darwin'sche Theorie, Gemeinverständliche Vorlesungen über die Naturphilosophie der Gegenwart" entspricht durchaus nicht dem Inhalt. In den Augen des gebildeten Publikums ist die Darwin'sche Theorie die Abstammungslehre und nicht die Selektionslehre, und der Titel hätte lauten müssen: Gegen das Darwin'sche Selektionsprinzip, Gemeinverständliche Vorlesungen über einige naturphilosophische Fragen", denn von wirklicher Naturphilosophie findet sich in dem Buche herzlich wenig. Fleischmann's Beweisführung ist eine so einseitige, dass selbst die Gegner des Selektionsprinzips keine Freude an dem Werke haben werden. Sie arbeitet nach dem Schema: weil man nicht beobachten kann, wie die Vorfahren der recenten Wale ausgesehen haben, deshalb darf der Naturforscher nicht darüber nachdenken, wie aus einem Landsäuger ein hochgradig modifizierter Wassersäuger werden konnte. Gewisse Probleme, welche für die Wertschätzung der Selektionstheorie von größter Bedeutung sind, die aber wegen ihrer Schwierigkeit viel umstritten werden und daher von jedem, der pro oder contra sich zur Theorie äußern will, eingehend behandelt werden müssen, werden von Fleischmann überhaupt nicht berührt: so das Vererbungsproblem und die Tragweite der Lamarck'schen Faktoren, die Frage nach der Möglichkeit direkter Anpassung, das Problem, wie weit durch Korrelation, Orthogenese oder andere Hilfsprinzipien ein in den ersten Anfängen noch nicht nützliches Organ allmählich selektionswertig werden kann u. a. m. Dagegen ergeht sich der Verfasser in ermüdender Breite und in endlosen Wiederholungen in dem selbstverständlichen Nachweis, dass man bei den Vorfahren der Giraffen, der Wale, der Blattschmetterlinge, der Fledermäuse und anderer Tiere die einzelnen Stadien des Züchtungsprozesses nicht ad oculos demonstrieren kann. Auch die klerikalen Kreise werden, wenn sie das Buch wirklich lesen, bei der Lektüre nicht auf ihre Rechnung kommen, denn Fleischmann ist, wie ich zu seinem Lobe hervorheben will, kein Frömmler: die Annahme einer zweckmäßigen Schöpfungskraft gilt ihm als ein „Fehler gegen die Vernunft" (p. 372) und von der Bibel meint er (p. 391): „der Naturforscher verwirft den Wert der alten Ueberlieferung und errichtet seine Wissenschaft auf der durch vielfache Kritik sicher gestellten sinnlichen Erfahrung." So wird diese neueste Publikation des Erlanger Skeptikers meines Erachtens überall nur Enttäuschung hervorrufen; die Gegner des Selektionsprinzips werden sich sagen, das Werk ist überflüssig, denn Mivart, Nägeli, Wigand u. A. haben weit besser die schwachen oder die von gewisser Seite auf die Spitze getriebenen

Thesen des Darwinismus beleuchtet; die Anhänger dagegen werden mir beipflichten in dem Urteil, das Werk hat nur eine gute Seite, die vielen aus Darwin entlehnten Citate.

Ueber eine an befruchteten und sich furchenden Seeigeleiern um den Dotter zu beobachtende gallertartige Schicht.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von A. Krassuskaja und E. Landau.

Ungeachtet dessen, dass der Frage über den Charakter der Eihüllen vor und nach der Befruchtung schon eine ganze Reihe von Arbeiten gewidmet ist, ist doch diese Frage noch lange nicht ganz aufgeklärt und wartet auf weitere Untersuchungen. In dieser vorläufigen Mitteilung wollen wir weder auf die Frage über den Charakter der Membranen, die vor der Befruchtung des Eies beschrieben werden, noch auf den der Dottermembran eingehen, wir wollen nur unsere Aufmerksamkeit einer gewöhnlich durchsichtigen, bisweilen körnigen Substanz, die kurz nach der Befruchtung des Eies erscheint und selbst während seiner Teilung zu beobachten ist und zwischen der äußeren Dotterhaut und dem Dotter selbst sich befindet, zuwenden.

Diese Substanz finden wir schon im Jahre 1878 bei Selenka (1), im nächsten Jahr hat sie Fol (2) ausführlich beschrieben; im Jahre 1883 finden wir sie wieder bei Selenka (3). In der ersten Arbeit, die er speziell dem Studium der Eier des *Toxopneustes variegatus* widmet, giebt Selenka nur Abbildungen, auf welchen die fragliche Schicht abgebildet ist; in seiner zweiten Arbeit (die Ophiuriden) beschreibt er die Bildung einer Substanz, die er als „glashelle Protoplasmaschicht“ oder „Protoplasmamantel“ bezeichnet. „Nachdem ein Spermatozoon mit dem Dotterhügel in innigen Kontakt gekommen ist — schreibt er in der zweiten Arbeit —, erhebt sich alsbald aus dem Dotter ein heller Protoplasmabüschel und umfließt das Spermatozoon. Unmittelbar darnach wird die ganze Oberfläche des Dotters uneben und es erscheint eine helle Protoplasmaschicht, welche, noch ehe sie ihre definitive Dicke erreicht hat, an der Peripherie eine Dotterhaut abscheidet, innerhalb deren nun das Spermatozoon zu liegen kommt. Diese Dotterhaut dehnt sich binnen einigen Minuten auf den Umfang der gleichzeitig schwindenden Zona pellucida aus, während der helle Protoplasmamantel in etwas langsamerem Tempo zu einer mächtigen Schicht heranwächst . . . Im Laufe der Furchung bleibt ein Teil der Protoplasmaschicht peripherisch liegen, während ein anderer Teil bei jeder neuen Teilungsphase die Tochterzellen vollständig umfließt,

somit endlich in das Blastocoelom gelangt und schließlich den Gallertkern Hensen's bildet[2]. ([2] Dies Verhalten möchte für sämtliche Echinodermeneier Giltigkeit haben. Mit Unrecht läugnet Ludwig die zähflüssige Beschaffenheit des Gallertkerns.) Alle Furchungszellen sind anfangs durch dieses helle Protoplasma räumlich voneinander getrennt und erscheinen gleichsam suspendiert in demselben, um sich gegen das Ende der Furchung fest gegeneinander zu legen und einen geschlossenen Kugelmantel zu bilden." Dieser Protoplasmaschicht soll eine gewisse „Selbständigkeit" und ein „bestimmter Grad von Zähigkeit" zukommen, welch letztere gewissermaßen auf die Zellteilung einwirken kann. Wie zu sehen ist, räumt Selenka diesem Protoplasmamantel nicht nur chronologisch, sondern auch genetisch den ersten Platz in Bezug auf die Dottermembran ein, indem er die letztgenannte aus dem Protoplasmamantel entstehen lässt.

Fol (l. c.) beschreibt in seinem klassischen Werke die fragliche Substanz als doppelkonturierte Membran, welche ca. 20 Minuten nach der Bildung einer Dottermembran erscheinen soll. Diese Membran entwickelt sich, seiner Meinung nach, bis zu einem gewissen Maximum, später aber, während einer der folgenden Furchungsphasen „elle ne présente plus qu'un léger sillon circulaire". Auch beobachtete er an dieser Substanz zwischen den Teilen eines sich furchenden Eies quere Falten und außerdem sah er Herausbuchtungen dieser Membran aus den Furchungsvertiefungen. Einen Hinweis auf die Existenz dieser Substanz finden wir auch bei R. Hertwig (4). Jedoch gewinnt diese Frage ganz außerordentlich viel an Interesse nach zwei unlängst erschienenen Arbeiten, nämlich der einen von C. Herbst (5) und der anderen von H. E. Ziegler (6). Der erstere bezeichnet mit Fol die von uns zu beschreibende Schicht als doppelkontourierte Membran und beweist an ihr auf Grund einer ganzen Reihe hochinteressanter Experimente (selbst bis in die Blastula!) die Fähigkeit, die Furchungskugeln zusammenzuhalten — zusammenzuleimen. Der zweite Forscher identifiziert die fragliche Schicht der Seeigeleier mit der peripheren Protoplasmaschicht der Beroëeier und schreibt also auch ihr auf Grund seiner neuen Furchungstheorie eine aktive Rolle, selbst Hauptrolle bei der Zellteilung zu.

Die Resultate, zu denen wir auf Grund unserer Untersuchungen gelangten, führen uns zu einer etwas anderen Beschreibung und Deutung dieser nach der Befruchtung entstehenden Substanz, die wir aus weiter zu anführenden Gründen als „Gallertschicht" bezeichnen wollen. Wir untersuchten diese Gallertschicht an 1. gefärbten Schnitten, 2. fixierten und in toto gefärbten Eiern und 3. an lebendem Material. — Dank der freundlichen Gastfreiheit der russischen zoologischen Station in Villefranche sur Mer und der

liebenswürdigen Zuvorkommenheit ihres Verwesers, des Herrn Dr. zool. M. v. Davidoff, hatten wir die Möglichkeit unter unseren anderen Beschäftigungen auch in dieser Richtung im Laufe von drei Monaten so manchen Versuch anzustellen.

Besonders schön konnten wir die Gallertschicht an Schnitten sehen, die aus Eiern angefertigt wurden, welche 17 Stunden nach der Befruchtung noch am Boden des Gefäßes lagen, also solcher, deren Furchung verlangsamt war, da zu dieser Zeit die normal entwickelte Blastula schon an der Oberfläche umherschwimmen müsste. Die Schnitte wurden nach dem Heidenhain'schen Bordeaux-Hämatoxilin-Verfahren behandelt. Hier sahen wir die Gallertschicht mehr oder weniger körnig, von verschiedener Dicke, wie ganz ungefurchte (aber natürlich befruchtete), so auch recht weit gefurchte Eier umgeben; hier sahen wir, dass die Gallertschicht fast stets alle Zwischenräume der Furchungskugeln ausfüllt.

Beim Uebergange zur Beschreibung unserer Beobachtungen am fixierten und in toto gefärbten Material, wollen wir darauf hinweisen, dass einer genauen Kontrole wegen dasselbe Material vor und nach der Fixierung untersucht wurde. Als Fixierungsmittel fanden Verwendung: 1. gesättigte wässerige Sublimatlösung mit Eisessig bis $5\,^0/_0$ ($1^1/_2$ Stunden); 2. Dämpfe von $1\,^0/_0$ Osmiumsäure (5—15 Minuten). Das letztere gab, was Erhaltung der Dottermembran, der Gallertschicht und des Eies anbetrifft, ausgezeichnete Resultate. Auf diesen Präparaten konnten wir alle eben beschriebenen Volum- und Lagerungsverschiedenheiten der Gallertschicht beobachten. Auf den Präparaten, die durch Osmiumsäuredämpfe fixiert waren, hatte das Eiprotoplasma eine graue, die Gallertschicht eine hellgraue Färbung, dagegen blieben die perivitelline Flüssigkeit und die Dotterhaut farblos und vollständig durchsichtig. Was den morphologischen Bau der Gallertschicht anbetrifft, so ist sie in diesem Falle entweder homogen mit einem dünnen leichten äußeren Kontur oder mehr oder weniger ungleichmäßig körnig; an der Innenseite besitzt sie aber nie einen eigenen Kontur und liegt unmittelbar auf der peripherischen Protoplasmaschicht des Dotters auf. Um eine größere Deutlichkeit der Verhältnisse herbeizuführen, wurden die in Sublimat fixierten Präparate mit Hämalaun, Boraxkarmin und Pikrokarmin gefärbt. Die besten Bilder erhielt man nach Pikrokarmin, wobei das Ei leuchtend rot, die Gallertschicht hellrosa und die Dottermembran entweder ganz farblos oder kaum ins hellste Rosa gefärbt erscheint. Bei einer Färbung mit Pikrokarmin treten besonders gut die Ungleichheiten der Gallertschicht zu Tage und ihre Verhältnisse zur Eiperipherie, wobei ihr Charakter als einer gallertartigen Substanz und nicht einer doppeltkontourierten Membran sehr schön und klar auffällt.

Wenden wir uns endlich unseren Beobachtungen an leben-

digem Materiale zu. Unter normalen Verhältnissen finden wir das Ei nach der Befruchtung von einer Dottermembran umgeben, welche durch einen wasserklaren weiten Zwischenraum vom Dotter getrennt ist. Sind die Eier dagegen nicht ganz frisch, so ist dieser Zwischenraum klein oder fehlt gänzlich. Es erscheint dann ringsum an der Oberfläche des Eies in Form eines schmalen Reifes eine etwas stärker lichtbrechende, oft etwas körnige Schicht. Bei beginnender Furchung hebt sich dieser Saum von der Oberfläche nicht ab und folgt allen ihren Formveränderungen, bis sich das Ei in zwei und selbst in vier u. s. w. Teile gefurcht hat. Dieser dünne Reif könnte die Bildung einer zweiten Membran vortäuschen, allein an Eiern, bei denen diese Substanz mehr zum Vorscheine kommt, sieht man sie das ganze Ei in Form einer kräftigen und ungleichmäßigen Schicht umgeben; bei beginnender Furchung häuft sich diese Substanz rein mechanisch in den vertieften Stellen an; wenn das Ei sich vollständig in zwei, vier, acht u. s. w. Teile gefurcht hat, beobachtet man diese Gallertsubstanz auch zwischen den Furchungskugeln. Außerdem bildet diese Gallertschicht quere Falten, die sich in den Vertiefungen, welche während der Eifurchung entstehen, ausspannen. — Das wären so ziemlich alle unsere Beobachtungen über die „Gallertschicht". Diese Schicht kann, unserer Meinung nach, nicht als Membran gedeutet werden wegen der folgenden genauen von Fol selber angegebenen Definition: „en resumé je propose de conserver le terme de membrane seulement pour les couches minces à double contour plus dures et plus résistantes que le protoplasme et qui ont perdu la faculté de se remélanger directement comme substance vivante avec le sarcode vivant"; denn 1. ist diese Substanz nicht doppeltkonturiert und 2. kann diese Schicht in ihrer Dicke sich verändern und selbst an verschiedenen Stellen verschieden dick sein. Die Abwesenheit eines doppelten Randes und bei stark entwickelter Gallertschicht ein selbst schwach ausgeprägter äußerer Rand, die Fähigkeit, ihren Aufenthaltsort zu wechseln und in die bei der Furchung sich bildenden Vertiefungen zu fließen, endlich die Fähigkeit, unter dem Einwirken von Reagentien zu einer homogenen (oder körnigen) Masse zu gerinnen — alles dieses scheint uns zu berechtigen, dieser Substanz einen zähen, gallertartigen Charakter zuzusprechen und sie Gallertschicht zu benennen.

Wenn wir nach all dem Gesagten auf die Ziegler'sche Arbeit zurückkommen, so müssen wir, ohne das Prinzip seiner neuen Lehre von der Zellteilung in dieser vorläufigen Mitteilung berühren zu wollen, auf eine unrichtige Deutung und ungenaue Beschreibung der von ihm benannten „hyalinen Außenschicht" hinweisen. Auf S. 171 (l. c.) Fig. 25, 26 und 27 bezeichnet er durch „a" eine Substanzschicht der Seeigeleier, die, wie es aus diesen Zeichnungen

zu ersehen ist, sich nicht im Dotter, sondern zwischen Dotter und „perivitelliner Flüssigkeit“ befindet und also der Fol'schen „seconde membrane vitelline“ und unserer „Gallertschicht“ entspricht. Dieser Substanzschicht kann man aber unmöglich weder eine aktive Rolle während der Eifurchung noch eine Identität mit der „protoplasmatischen Außenschicht“ (= periphere Protoplasmaschicht des Dotters) zuschreiben. Was die ungenaue Beschreibung der fraglichen Schicht betrifft, so bildet sie der Forscher nur in den Furchen, wo die Eiteilung beginnt und vor sich geht ab, wir konnten sie dagegen wie auch Selenka, Hertwig und Herbst an der ganzen Eiperipherie, wenn auch als etwas dünneren Saum, verfolgen.

Dieser Ziegler'schen Deutung gegenüber fassen wir unsere Ansicht in folgender Weise zusammen. (Der zwischen Eioberfläche und Dottermembran unter normalen Verhältnissen auftretende Zwischenraum ist nach unserer Auffassung nicht von Flüssigkeit eingenommen, sondern durch eine zarte Gallerte, welche nach der Befruchtung abgeschieden wird, bei lebensfähigen Eiern eine große Quellungsfähigkeit besitzt und durch Imbibition mit Wasser Ursache wird, dass die Dottermembran sich von der Eioberfläche entfernt.) Ist das Ei geschädigt, was später in verlangsamter oder abnormer Furchung zum Ausdruck kommt, so wird die betreffende Gallerte zwar auch gebildet, besitzt aber nicht die genügende Quellfähigkeit. Daher unterbleibt die Abhebung der Dottermembran, die Gallertmasse wird nur unvollkommen oder gar nicht homogen und erzeugt auf der Oberfläche des Eies und der Furchungskugeln Gebilde, die eine Membran vortäuschen können.

Der glückliche Zufall gab uns die Möglichkeit, nicht nur unsere in Villefranche angefertigten Präparate Herrn Prof. Dr. R. Hertwig zu demonstrieren, sondern auch in München in seinem Laboratorium unter der liebenswürdigen Leitung des Herrn Professors noch einmal alles an lebendigem Material zu beobachten und zu demonstrieren. — Es ist uns eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. R. Hertwig auch an dieser Stelle für die gastfreundliche Aufnahme und das warme Interesse, die uns zu Teil wurden, bestens zu danken. Wir betrachten diese Frage für uns noch durchaus nicht für abgeschlossen und beabsichtigen, bei der ersten Gelegenheit frisches, lebendiges Material zu besitzen, unsere Beobachtungen zu erneuern und Experimente im Sinne der Entstehung, der Beschaffenheit und der Bedeutung dieser Substanz anzustellen. [70]

St. Petersburg im Juni 1903.

Litteratur.

1. Selenka, E. Zoologische Studien, Heft I, 1878. „Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus.*“

2. Fol, H. „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'Hénogénie chez divers animaux," 1879.
3. Selenka, E. Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere, Heft II, 1883. „Die Keimblätter der Echinodermen."
4. Hertwig, R. In: „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere." Herausg. v. O. Hertwig, Bd. I, S. 484 und 505, Jena 1903.
5. Herbst, C. „Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium." Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. IX, 1900.
6. Ziegler, H. E. „Experimentelle Studien über die Zellteilung" (Fortsetzung). Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. XVI, 1903.

Tiergeographisches über die Oligochäten.

Von K. Bretscher, Zürich.

Im Anschluss an meinen Aufsatz: „Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz", diese Zeitschrift, Bd. XXIII, 1903, möchte ich eine Frage besprechen, die bei den daselbst mitgeteilten Beobachtungen sich aufdrängt, die Frage nämlich, wie die große Verschiedenheit in den Faunenbeständen ganz benachbart gelegener Gewässer (Bächlein, Tümpel, Gräben und Löcher inbegriffen) sich erklären lasse. Sodann soll die von Michaelsen in Diskussion gebrachte Ansicht betreffend den Einfluss der Eiszeit auf die Lumbriciden-Fauna Mitteleuropas einer Erörterung unterzogen werden.

Zuzugestehen ist von vornherein, dass meine Beobachtungen über die Oligochäten sich nur über ein kleines Gebiet — nicht über die Schweiz hinaus — erstrecken und es deswegen auch nicht erlaubt ist, an sie Schlüsse von universaler Bedeutung und Tragweite zu knüpfen. Das muss ich Forschern überlassen, denen Gelegenheit geboten ist, größere Kreise in den Bereich ihrer Thätigkeit zu ziehen. Anderseits aber sind solche Befunde, die man fast in die Rubrik wissenschaftlichen Kleinkrams zu verweisen versucht wäre, als Fundament und als Prüfstein für umfassende Theorien von nicht zu unterschätzendem Gewicht.

Zur Frage, welche Erklärung zum gegenwärtigen faunistischen Bestand an Oligochäten in verschiedenen, der Beobachtung unterzogenen Gewässern beizubringen sei, möchte ich in erster Linie einige charakteristische Thatsachen namhaft machen.

1. Von 23 Arten, die in 10 benachbarten Gewässern desselben Sumpfgebietes bei Zürich gefunden wurden, kamen 15, also mehr als die Hälfte, je nur in einem einzigen derselben vor. In gleichartigen Gewässern erwiesen sich die Gesellschaften von Borstenwürmern verschieden, trotzdem die Untersuchungen ziemlich gleichzeitig erfolgten (s. die cit. Arbeit).

2. *Psammoryctes plicatus* var. *pectinatus*, eine in der Ostschweiz in allen Seen sehr verbreitete Art, fand sich daselbst in einem

Graben vor und damit zum ersten Mal außerhalb größerer Wasserbecken.

3. Von *Trichodrilus allobrogum* sind bis jetzt nur 2 Standorte: Genf und eine bestimmte Stelle des genannten Gebietes, bekannt.

4. *Bichaeta sanguinea* ist hier ebenfalls nur an einem einzigen Platze, in einem Bächlein, gefunden worden, außerdem im Langensee bei Ascona und im Genfersee.

5. *Psammoryctes barbatus* und *velutinus*, bis jetzt in der Schweiz nur in Seen getroffen und letztere Form sogar nur als Tiefseeform angesprochen, waren nebeneinander in einem Bache bei Ryburg (Rheinfelden) zu treffen; das nächste große Gewässer ist der Rhein, und von Seen der bekannte Scheffelsee bei Säckingen. Ob sie in einem oder beiden dieser Gewässer vorkommen, ist nicht bekannt, da hierüber keine Beobachtungen vorliegen.

6. *Naidium uniseta* Br. habe ich bis jetzt nur bei Oerlikon — wiederum nur von einer einzigen Stelle — und bei Askona erbeutet.

7. Ebenso beschränkte und doch weiter herum zerstreute Fundorte weisen auf *Limnodrilus longus* und *Rhyacodrilus falciformis*, *Dero furcata* und *obtusa*, *Nais josinae* u. a.

Endlich mag noch erwähnt werden, dass *Psammoryctes plicatus* var. *pectinatus* im Genfersee noch nicht zur Beobachtung gelangt ist.

Diese Thatsachen mögen genügen, um anzudeuten, um was es sich handelt, und begreiflich zu machen, dass sie nach einer Erklärung verlangen. Ich bemerke ferner, dass alle die genannten Arten eine weitere Verbreitung besitzen; wären sie, wie viele spezifische Seeformen, nur von einem einzigen Standort bekannt, so müsste dieser für einmal als Entstehungsherd für die betreffende Art angesprochen werden.

Die aufgezählten Daten machen nicht nur wahrscheinlich, sondern weisen entschieden darauf hin, dass die betreffenden Arten mit Gewissheit auch an Zwischenstationen zur Beobachtung gelangen werden; dies trifft zu z. B. für 3—6. Trotzdem bleibt als Hauptfrage zu beantworten übrig: Wie erklären sich solche vereinzelte Befunde? Die Annahme, dass jede beschränkte Fundstelle einer Art auch als Bildungscentrum derselben anzusehen sei, ist wohl von vornherein von der Hand zu weisen; dies namentlich auch dann, wenn auf andere, näher liegende Art die Sache dem Verständnis nahe gebracht werden kann. Naturgemäß wird auch nicht eine einzige Erklärungsart zur Erhellung aller einschlägigen Thatsachen genügen können, denn die Natur kennt keine Schablone und kann auf verschiedene Weise dasselbe Ziel erreichen. Ebenso einleuchtend ist, dass es sich hierbei nur um geringere oder größere Wahrscheinlichkeit handeln kann, da die intimeren Vorgänge der Verbreitung dieser kleinen Tierwelt unserem Auge verschlossen sind.

Einmal ist die Möglichkeit zuzugeben, dass ein Sumpfgebiet in früherer Zeit unter Wasser gestanden habe und von daher Formen sich in den übrig gebliebenen Tümpeln und Löchern sich erhielten. Sie mögen an den einen Stellen aus der einen oder anderen Ursache — zeitweiliges Eintrocknen, Einfrieren, Ausgraben durch Menschenhand u. a. — verschwunden sein, während sie an einer anderen sich zu behaupten wussten. So wäre ihr vereinzeltes Auftreten verständlich. Da aber auch in Seen viele Arten nur lokalisiert vorkommen, könnten wir in einem solchen Befund an beschränkter Stelle den Ueberrest jenes ersten Vorkommens vor uns haben. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob und inwieweit dieser Erklärungsversuch z. B. für das Gebiet bei Zürich zutrifft, für Ryburg, die genannten Seen, für Gebiete nördlich und südlich der Alpen, also die Fälle 3—6 jedenfalls nicht, während 2 und 7 allerdings in Beziehung zum nahen Greifensee gebracht werden könnten.

Die aktive Verbreitung kann nur in Frage kommen innerhalb des gleichen Gewässers, allenfalls auch bei hohem Wasserstand und Ueberschwemmungen für einander benachbarte Gewässer. Doch sind die Wanderungen, die ihr zugeschrieben werden können, gewiss nur von geringem Betrag, da die Borstenwürmer nicht über eine große Bewegungsfähigkeit verfügen.

Weit wichtiger ist unzweifelhaft der passive Transport entweder durch das bewegte Wasser selbst oder durch Tiere, welche gelegentlich oder regelmäßig verschiedene Gewässer zum Aufenthalt wählen. Durch ersteres wird bewirkt, dass in einem fließenden Gewässer von der ersten Besiedelungsstelle aus von der betreffenden Art nach und nach immer weitere Strecken nach unten hin bevölkert werden, während der Wellenschlag in Becken mit stehendem Wasser eine Form dem Ufer entlang ausbreitet und Strömungen desselben ebenfalls eine Ausdehnung oder Verlegung ursprünglicher Wohnplätze zur Folge haben können. Auch hier haben wir es mit dem gleichen Gewässer zu thun und nur bei den viel seltener eintretenden Ueberschwemmungen ist die Invasion von einem Gebiet in ein anderes möglich. Auf diese Art können wir uns auch eher die Gleichartigkeit als die Verschiedenheit der Faunenbestände einzelner Gewässer dem Verständnis nahe bringen.

Die Zahl der Lebewesen, welche als Wasserbewohner von einem Gebiet zum anderen wandern und damit kleinere Tiere in verschiedenen Entwickelungszuständen vertragen können, ist recht beträchtlich. So mögen etwa Wasserinsekten, z. B. Wanzen und Käfer, bei ihren Wanderungen befrachtet sein und ihre Last an anderem Orte wieder in ihr Medium verpflanzen. In dieser Hinsicht spielt gewiss die Weichtierfauna, die ja auch wasserliebende Formen aufweist, eine recht bescheidene Rolle. Um so wirksamer

dagegen muss der Transport durch Wirbeltiere veranschlagt werden, denn ein Vertragen von Wasserbewohnern ist möglich durch die zahlreichen Amphibien, die unsere Gegenden beleben; unsere Schlangen vermeiden das nasse Element keineswegs; die Reihe der Vögel, welche in und an den Gewässern ihrer Nahrung nachgehen, ist recht beträchtlich, denn da sind nicht bloß die Sumpf-, Wat- und Schwimmvögel, sondern auch eine Reihe von Sing- und Raubvögeln zu berücksichtigen. Endlich müssen noch die Säuger angeführt werden, die, wenn auch nicht gerade das Wasser liebend oder direkt bewohnend wie Fischotter und Biber, doch etwa dem Fischfang obliegen (Fuchs, Iltis, Wasserspitzmaus) oder auf der Jagd nach Beute wie auf der Flucht vor Feinden nicht allzu selten in die Lage kommen, Gewässer zu passieren.

So zahlreich also die Gelegenheiten zur Verschleppung sein mögen, so gering ist die Zahl der Fälle, die direkt auf einen bestimmten Besucher sich zurückführen lassen. Am angegebenen Orte habe ich berührt, wie die Alpendohle in Berggegenden die Ufer von Seelein absucht und damit allerlei Wassertiere vertragen kann; für die *Psammoryctes barbatus* und *velutinus* bei Ryburg liegt es nahe, die daselbst häufigen Störche in Mitleidenschaft zu ziehen, wenn auch nicht angegeben werden kann, von wo aus der Import hätte erfolgen können. Für die übrigen Fälle wüsste ich keines der Transportmittel direkt anzugeben. Es handelt sich, wie bemerkt, bei diesen ja auch nicht um sichere Thatsachen, sondern nur um Möglichkeiten, die eine größere oder geringere Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen. Aber unzweifelhaft bleibt doch, dass die genannten Tiere mit dem Schlamm auch allerlei Wasserbewohner an Füßen, Haaren, Federn und Schnäbeln vertragen können. Ob dann die Invasion eines neuen Gewässers mit einer Art wirklich erfolgt, hängt von den speziellen Umständen ab. Darwin hat auch nachgewiesen, dass Pflanzenformen wirklich so transportiert werden; was für diese möglich und konstatiert ist, darf für die Tierwelt nicht ausgeschlossen werden.

Allerdings haben mir die Präparatoren, die ich hierüber zu befragen Gelegenheit hatte, erklärt, dass ihnen an Vögeln kaum je Schlammpartikelchen und ähnliches aufgefallen sei; doch ist darauf zu bemerken, dass sie die Tiere fast ausnahmslos in trockenem Zustande in die Hände bekommen und dann solche als feucht leicht anhaftende Fremdkörper bereits abgefallen oder eingetrocknet und unscheinbar geworden sind. Direkte Beobachtungen ließen sich nur anstellen, wenn die frisch erlegten Tiere sorgfältig abgespült und der Abgang von Sachverständigen untersucht würde.

Die Oligochäten können in verschiedener Form vertragen werden, nämlich als Kokons oder als ausgekommene Tiere und je nachdem wird eine Verschleppung mehr oder weniger von Erfolg

begleitet sein. Da unsere Borstenwürmer wohl durchweg — ganz sicher festgestellt ist dies allerdings nicht — nur nach vollzogener Paarung sich fortpflanzen, so wird der Transport eines einzelnen solchen Tieres in ein neues Gewässer nicht zur dauernden Besiedelung führen, wenn nicht andere der gleichen Art hinzukommen oder Paarung erfolgt war. Anderseits darf die Reise eines solchen Wasserbewohners durch die Luft auch nicht zu lange dauern, soll er nicht eintrocknen und zu Grunde gehen, bevor er in einem anderen Gewässer abgesetzt wird. Feuchte Luft gestattet demnach einen weiteren Transport als trockene.

Durch die Kokons gestaltet sich ein solcher für die Neubevölkerung eines Ortes günstiger, nicht nur weil sie leichter und namentlich gegen Austrocknen in ihrer pergamentartigen Hülle ausgezeichnet geschützt sind, sondern auch deswegen, weil ein Kokon eine ganze Anzahl von Eiern enthält. Michaelsen zählte (Oligochäten der deutschen Tiefseeexpedition 1902) in einem solchen von *Enchytraeus albidus* 17 wohl meist entwickelungsfähige Eier; ebenso viele bergen auch oft diejenigen von *Tubifex tubifex*, deren Zahl allerdings sehr schwankend ist, 2 bis gegen 20 betragen kann.

Die *Naididae* und *Aeolosomatidae* sind für die Verbreitung gegenüber den verwandten Familien günstiger gestellt, weil sie auf ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzen; ein einziges transportiertes Tier vermag so in günstiger Jahreszeit eine ganze Gesellschaft neuer Individuen zu liefern, die sich paaren und dauernde Besiedelung bewirken können. Dafür aber sind sie weniger widerstandsfähig gegen äußere Einflüsse als die *Tubificidae* und *Lumbriculidae* und namentlich viele wasserbewohnende *Enchytraeidae*.

So wird verständlich, dass neue Gebiete mit neuen Arten bevölkert werden können — die für die Oligochäten gemachten Ausführungen gelten auch für andere Wasserbewohner entsprechend ihren besonderen Existenzbedingungen —, jedoch noch nicht, woher dieses sprungweise, zerstreute Auftreten einzelner Arten kommen mag. Und anderseits: Der passive Transport ist in der angegebenen Weise seit Jahrzehnten, ja Jahrhunderten wirksam gewesen; warum denn doch diese Ungleichheiten in den faunistischen Beständen? Warum hat nicht durch die fortgesetzten Verschleppungen über bald kleine, bald große Strecken eine größere Uniformität derselben Platz gegriffen?

Auch diese Frage löst sich wohl unschwer, sobald wir uns einen solchen und zwar erfolgreichen Transport in seinen Einzelheiten zurechtlegen. Wie oft muss, um ein bestimmtes Beispiel zu Grunde zu legen, etwa eine Taucherente im Seegrund köschern, bis sie am Schnabel, an den Füßen oder am Gefieder einen Armborster wirklich an die Oberfläche bringt? In den meisten Fällen wird er beim Aufstieg abgespült werden. Gesetzt nun, die

Ente sei mit solchem Kleingetier befrachtet, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie damit ein anderes Gewässer aufsuche, gewiss sehr klein. Der Weg darf nicht zu groß sein, wenn jenes am Leben erhalten bleiben soll; ist es aber auch glücklich am neuen Standort abgesetzt, so braucht nach dem Vorstehenden doch die Invasion deswegen noch nicht von Erfolg begleitet zu sein: Das Tier ist vereinzelt geblieben und fällt deswegen für die Arterhaltung außer Betracht, neue Feinde drohen ihm und neue Lebensbedingungen setzen sein Leben in Frage. Angenommen ferner, es werden mehrere Exemplare derselben Art zugleich verschleppt und übertragen, so sollten sie für die Paarung im gleichen Entwickelungsstadium sich befinden, dürfen sich nicht zu weit voneinander entfernen, sonst treffen sie nicht mehr zusammen, u. s. w. Es müssen also zur erfolgreichen Besiedelung eine ganze Reihe von Bedingungen erfüllt sein, und je größer dieser Komplex von Bedingungen, desto mehr verringert sich die Aussicht auf Erfolg. Dieser wird also die Ausnahme, nicht die Regel bilden, und so scheinen nach den Verbreitungsverhältnissen auf den ersten Blick unfassbare Erscheinungen verständlich zu werden; ja diese Erscheinungen beweisen geradezu, dass Faktoren hierbei thätig sein müssen, die in ihrem Zusammenwirken unberechenbar sind. Mit anderen Worten: die Beobachtungen können als indirekter Beweis für den passiven Transport solcher zerstreut auftretender Spezies aufgefasst werden. Michaelsen nimmt eine ähnliche Verbreitungsart durch Vögel für andere limikole Formen auch auf länderweite Strecken an.

In meinem eingangs citierten Aufsatz ist der Nachweis geleistet, dass eine Reihe der untersuchten Schweizerseen je nur ihnen zukommende Arten besitzen, so der Zürich-, Lützel-, obere Melch-, Klöntaler-, Aegerisee. Diese Arten sind deswegen nicht verschleppt worden, weil sie entweder in diesen Becken selber nur ganz lokalisiert auftreten oder aber, und dies trifft für die drei letztgenannten Seen zu, in dem vom Wellenschlag zugespülten Pflanzenmoder leben, welcher selbst für die größeren Tiere kaum transportierbar ist, wie für jene Spezies eine Vertragung recht unwahrscheinlich oder sehr zufällig erscheinen muss. Also auch hierin, in diesen endemischen Spezies, wieder ein Hinweis auf die nur in beschränktem Maße thätige Verbreitung durch passiven Transport. Dass es daneben auch Arten giebt, die fast in jedem Gewässer und Gewässerlein zu finden sind, kann nicht als Gegenbeweis gelten; vielmehr haben überall auftretende Formen Gelegenheit, häufig und immer wieder verschleppt zu werden.

Man wird also nur da von einem Bildungsherd einer Art zu sprechen haben, wo keine weiteren Fundstellen zu verzeichnen sind. Ob an den einzelnen Fundorten dann ein Import durch passive Verbreitung wirksam war oder ob die Art als Ueber-

bleibsel aus früheren Perioden weiterer Wasserbedeckung aufzufassen ist, wird von den örtlichen Verhältnissen abhängen und nicht immer leicht zu entscheiden sein. Sehr selten wird sich die Möglichkeit einer sicheren Beurteilung bieten; die Fälle, da es sich nur um einen größeren oder geringeren Grad von Wahrscheinlichkeit handelt, dürften weitaus die überwiegende Mehrzahl bilden.

Ueber den Einfluss der Eiszeit auf die Verbreitung der Regenwürmer hat Michaelsen (Verh. nat. Ver. Hamburg Bd. 9) eine Ansicht geäußert, die gewiss sehr vieles für sich hat und sogar unabweisbar ist, wenn bloß die Verhältnisse in ihren großen Zügen ins Auge gefasst werden. Ganz zutreffend findet er einen auffallenden Gegensatz zwischen einem allgemeinen Gebiet, in dem überhaupt Lumbriciden vorkommen und einem Gebiete endemischer Formen. „Während jenes bis an das nördliche Eismeer reicht, ist letzteres auf den Süden beschränkt. Jedes kleine Ländchen Südeuropas hat seine eigenen, endemischen Formen, deren Zahl im ganzen recht beträchtlich ist. Nördlich von einer Linie, die sich von Mittelrussland über Rumänien, Nordungarn, Mitteldeutschland nach Nordfrankreich hinzieht, findet sich jedoch nicht eine einzige sicher endemische Art. Wie erklärt sich diese eigentümliche Beschränkung des Gebietes endemischer Formen? Wie kommt es, dass wir z. B. in Norddeutschland nicht eine einzige, dem Gebiet eigentümliche Form antreffen? Das muss als die Folge der Eiszeit angesehen werden. Es deckt sich nämlich der Südrand der größten Eisausbreitung während der Eiszeit fast genau mit dem Nordrand des Gebietes endemischer Regenwurmarten.“ „Als nach Verlauf der Eiszeit der Eispanzer von den Rändern her allmählich abschmolz, ließ er ein totes, ödes Land zurück, das erst nach und nach durch Einwanderung aus den südlicheren, freigebliebenen Landen eine neue Tierbevölkerung empfing. Auch Regenwürmer wanderten in das vom Eise befreite Nordland ein, aber nur verhältnismäßig wenige Arten und nur solche, die wir als vielfach verschleppte und Weitwanderer kennen gelernt haben.“ „Die seit dem Zurückweichen der glazialen Eismassen verflossene Zeit genügte nicht für die Bildung neuer Arten. So erklärt sich, dass das südliche Europa noch die zahlreichen endemischen Arten aufweist, die sich hier in weit zurückliegender geologischer Periode entwickelt und, unberührt durch die Eiszeit, bis auf unsere Tage erhalten haben.“

In „Die Oligochäten der deutschen Tiefseeexpedition“ 1902 äußert sich Michaelsen in gleichem Sinne: „Die während der Eiszeiten über den nördlichen Teilen des Lumbricidengebietes lagernde mächtige Eisdecke rottete die sämtlichen Terrikolen aus, auch etwaige endemische Formen, die früher existiert haben mögen. Mit dem Zurückweichen des Eisrandes drangen die Lumbriciden

aus Südeuropa wieder nach Norden vor, jedoch nur jene gewöhnlichen weitwandernden Formen, die fast kosmopolitisch sind. Zur Bildung neuer Arten in diesem jüngst besiedelten Gebiet, die uns als hier endemische Arten entgegentreten würden, reichte die Zeit nicht aus.“ Ich gestehe, dass mich die Einfachheit dieser Erklärung anfänglich überraschte und mir darin ein Beweis für ihre Richtigkeit zu liegen schien: doch bei näherem Zusehen musste ich immer mehr Gewicht auf die von Michaelsen selbst gestellte Frage: „Wie erklärt sich das Vorkommen so zahlreicher endemischer Terrikolen in den Alpenländern, die doch auch übereist waren?“ legen und an der durchgehenden Richtigkeit der so gegebenen Lösung zweifeln. „Dass sich endemische Formen auf Berggipfeln haben halten können, die über die Schneedecke hinausragten“, ist zu bezweifeln. Aus Regionen über dem ewigen Schnee und Eis ist wenigstens aus der Gegenwart kein Fund bekannt und bei dem kolossalen, z. B. im Gebiet der Schweiz zusammenhängenden Eispanzer, der den Alpengipfeln vorgelagert war, hält es schwer, anzunehmen, dass dazwischen noch einzelne Landzungen oder Oasen mit ausreichender Vegetation übrig geblieben wären, die den Regenwürmern genügende Existenzbedingungen geboten hätten. Ich kann mir nun nicht versagen, an einer Skizze die Fundstellen endemischer Lumbriciden in der Schweiz und die Grenzen der größten Vereisung zusammenzustellen, wobei zu bemerken ist, dass die letzteren wenigstens annähernd, nicht ganz genau, zutreffen und nach der geologischen Karte der Schweiz von Heim und Schmidt mit Kreuzen eingetragen sind. Es geht daraus hervor, dass wirklich der ganze Nord- und Südabhang der Alpen, ja noch der größte Teil des Mittellandes unter dem Eise bedeckt war, aus dem die Kämme und Gipfel der Berge vorragten. (Schluss folgt.)

Gustaf Retzius und Karl M. Fürst, Anthropologia suecica.

Beiträge zur Anthropologie der Schweden. Nach den auf Veranstaltung der schwedischen Gesellschaft für Anthropologie und Geographie in den Jahren 1897 und 1898 ausgeführten Erhebungen ausgearbeitet und zusammengestellt.

VII + 301 S. in Groß 4°, mit 130 Tabellen, 14 Karten und 7 Proportionstafeln in Farbendruck, vielen Kurven und Textfiguren. Stockholm, Druck von Aftonbladet's Druckerei. 1902.

Skandinaviens Beziehungen zu der Völkergeschichte und Erdgeschichte unseres Festlandes sind bekanntlich außerordentlich weitgehend. Und über die thatsächlich nachweisbaren Beziehungen hinaus hat Theorie und Spekulation noch weitergehende Verknüpfungen angebahnt. Ja man hat in neuerer Zeit versucht, dort oben im Norden nichts geringeres als die Wiege der Indogermanen aufzufinden.

Die anatomische Menschheitsforschung indessen ist in Skandinavien immer in den Grenzen strenger Wissenschaft geblieben, nachdem sie durch Andreas Retzius bahnbrechende Entdeckungen zu neuem Leben erwacht war. Die Verfasser der Anthropologia suecica bauen also auf bereits bestehenden festen Grundlagen, das begonnene Werk mit neuen Kräften und verbesserten Mitteln der Vollendung entgegenführend. Eine förmliche Armee von Forschern, die besten wissenschaftlichen Kräfte des Landes in sich umfassend, hat sich vereinigt, an dem gemeinsamen Werk mitzuarbeiten. Was erreicht ward, liegt vor uns in Gestalt eines umfassenden, in alle Einzelheiten eindringenden Berichtes, der zu ruhigem, sorgfältigem Studium seines Inhaltes auffordert. Wir können nur einige wenige Fragen berühren, die das neue Werk behandelt, nur wenige Eindrücke andeuten, die das Ganze in uns zurückließ. Es soll niemand, der an anthropologischen Fragen Anteil nimmt, ein Referat Ersatz bieten für den Genuss, eine wahrhaft große wissenschaftliche Leistung auf allen Wegen und Stegen ihrer Entwickelung zu verfolgen.

Die große Verbreitung des dolichocephalen Typus in Schweden, auf die schon frühere Ermittelungen, vor allem diejenigen von A. Retzius, hindeuteten, leuchtet mit voller Bestimmtheit aus den neuen Messungsergebnissen hervor. Von 45000 Individuen ergab sich ein mittlerer Kopfindex von 77^{855}. Wenn bei Reduktion auf den skelettierten Schädel keine volle Uebereinstimmung mit älteren Berechnungen (Cephalindex = 76^{7}—77^{8} nach G. v. Düben und A. Retzius) erzielt wird, so ist nur zum Teil die Höhe der Korrektur verantwortlich zu machen; man wird auch den Umfang der ausgeführten Messungen in Rücksicht ziehen. Die Differenzen sind übrigens recht gering.

Wichtiger ist die Feststellung, dass nur 13 % der Gesamt-Bevölkerung Schwedens dem brachycephalen Typ angehören. Ganze 87 % also entsprechen der Langköpfigkeit, so jedoch, dass 30 % auf echte Dolichocephalie entfallen, der Rest von 57 % aus sogenannten mesocephalen Elementen mit über 75 Cephalindex sich zusammensetzt. Nirgends zeigt sich ein Ueberwiegen der Brachycephalen: ihre höchste Prozentzahl (in Lappland) beträgt einige 23 %. Als eigentliche Wiege der Dolichocephalen erscheint merkwürdigerweise das mittlere Schweden, ja hier lässt sich geographisch ein querverlaufendes breites Band von sehr starker Dolichocephalie nachweisen. Hingegen in Richtung nach Norden und Süden von dem dolichocephalen Streifen steigern sich allmählich die Prozentzahlen der Rundschädel. Auch in Betreff der Höhe des Mittelindex stehen das südliche und nördliche Schweden nebeneinander. Schwieriger ist die Frage des detaillierteren regionalen, den politischen und ethnographischen Provinzen entsprechenden somatologischen Anordnungen; interessant, aber in Schweden noch nicht durchgeführt, das Verhalten der Städte gegenüber dem flachen Lande hinsichtlich der Gestaltung des Kopfes.

Wie Dolichocephalie am Hirnschädel, so erscheint am Gesichtsschädel der chamäcephale Typ als herrschendes Element. Kaum

ein vierter Teil der Gesamtbevölkerung ist leptoprosop. Es handelt sich in Schweden also um einen überwiegend dolichocephalen und chamäprosopen Menschenschlag. Breitgesichter bilden überall die Minderzahl; für die subjektive Schätzung stellt die erdrückende Mehrzahl (von 42113 Individuen nicht weniger als 33683) als Schmal- bezw. Ovalgesichter sich dar.

Was nun die Anordnung der Pigmentierungen betrifft, so ergiebt sich, fasst man die Färbung von Iris und Haaren in ihren gruppenweisen Verbindungen zusammen, der wichtige Satz, dass mehr als die Hälfte der schwedischen Bevölkerung aus einem hellen Typ besteht. Nach dem neugewonnenen Untersuchungsmaterial entsprechen 54 % einem hellen Typ, 2,6 % einem dunklen Typ, 2,6 % einem roten Typ. Die gemischten Typen machen den Rest von 40,7 % aus. Sie bestehen aus einer hellen Varietät (hellgemischt) mit 31,6 %, unter denen die hellhaarigen überwiegen, und einer dunklen Varietät mit etwa 90 %. Nimmt man die hellere gemischte Varietät und eventuell auch die Roten (die von den Verfassern der Anthropologia suecica im Gegensatz zu anderen Forschern den Blonden angenähert werden) hinzu, so würden etwa 88 % der modernen Bevölkerung Schwedens einem blonden Typ entsprechen. Dabei sind in der Verteilung der Blonden territoriale Unterschiede kaum hervorzuheben, doch wird betont, dass die uralte schwedische Kulturstätte Västergötland die meisten Blonden, nämlich 60 %, in sich umfasst. Auch hinsichtlich der regionalen Anordnung der gemischten und dunklen Typen und ihrer verschiedenen Varietäten bestehen keine wesentlichen Unterschiede in Schweden.

Unter den Augenfarben stehen in Schweden naturgemäß die hellen Nuancen weitaus obenan. Die blauen und grauen, also hellen Iriden machen zusammen ganze $^2/_3$ der Bevölkerung aus. Meliert sind 29 %, braun $4^1/_2$ % der Augen. Geographisch häufen sich nordwärts (in Lappland, Västerbolten) die helläugigen Elemente. Die südlichen Landschaften hingegen haben einen höheren Prozentsatz Braunäugiger als ganz Schweden. Aehnlich verhalten sich die Haarfarben in ihren typischen und territorialen Verteilungen. Es sind 23 % gelbhaarig, 52 % cendré, 21,6 % braun, 0,8 % schwarz und 2,3 % rot; also im ganzen dominieren die hellen Augen ebenso wie die blonden Haare mit etwa 75 % bei der Bevölkerung Schwedens. Zu beachten ist die Entwickelung verhältnismäßig vieler Schwarz- und Braunhaariger. Wer viel beobachtet, weiß, wie selten in unseren nördlichen Gegenden (auch in Livland) Leute mit rein schwarzem Haupthaar sind. Sie häufen sich in Schweden besonders gegen die nördlicheren Gebiete hin, während sie in Südschweden zurücktreten. Es ist schwer, dafür eine gute Erklärung beizubringen. Bemerkenswert ist auch, dass in manchen Gebieten die Rothaarigen sich merklich häufen, eine Thatsache, die gewiss verdient, in anderen Ländern weiter verfolgt zu werden.

Durch Summation der Werte der Augenfarben-Kombinationen erhält man Anordnungen, die als „Pigmentgrad-

serien“ der Farbenverbindungen bezeichnet werden. Die Prozentzahlen der Verbindungen mit gleicher Summenzahl werden dann gleichfalls summiert, wodurch man das relative Vorkommen jedes Pigmentgrades eruiert. Zwischen Pigmentgrad 0 und Pigmentgrad IV bewegen sich die Variationen. Den reinhellen Pigmentgrad 0 besitzen von der ganzen schwedischen Bevölkerung 56%, den Pigmentgrad I 30%, Zahlen, welche sehr deutlich zeigen, wie homogen und hell diese Bevölkerung ist. Den Pigmentgrad II haben 11%, den Pigmentgrad III 3%, den Pigmentgrad IV 0,2%. Aus diesen Prozentzahlen kann man approximativ berechnen, wie groß die ursprünglichen reinhellen und reindunklen Quantitäten oder Blöcke sind, die diese obigen Prozentzahlen der Pigmentgrade ergeben haben, und wie groß also die ursprünglichen Stämme gewesen sein mögen, wenn das schwedische Volk aus einem reinhellen und einem reindunklen Stamme ohne Einwanderungen entstanden wäre. Der helle Bevölkerungsblock Schwedens würde 84,8%, der dunkle 15,2% sein. Die Verteilung der Farbentypen in Schweden deutet zweifellos an, dass das Dunkle von außen her eindringt und somit fortwährend seine schon vorhandene Prozentzahl vermehrt. Die Prozentzahl des dunklen Blockes erscheint als viel zu groß, um als eine ursprüngliche Verhältniszahl aufgefasst werden zu können, und die hellen müssen deshalb früher noch überwiegender gewesen sein. Thatsächlich ist in der heutigen Bevölkerung Schwedens die Häufigkeit des rein hellen Typus (helle Augen und blonde Haare verbunden) um 4,2% höher als die betreffende Wahrscheinlichkeitsprozentzahl. Der helle Haupttypus kommt also zahlreicher vor als theoretisch berechnet werden kann. Er hat eine besondere Stärke und Widerstandsfähigkeit.

Zieht man das Verhalten der Pigmenttypen in den Nachbarländern, zunächst in Norwegen, in Erwägung, so ergiebt sich der Satz, dass die skandinavischen Länder und hauptsächlich die skandinavische Halbinsel ein helläugiges und blondhaariges Centrum bilden, und dass diese Blondheit und Helläugigkeit radialwärts nach verschiedenen Richtungen hin abnimmt.

Der Typ der Schweden, wie er auch in der heutigen Bevölkerung als weitaus überwiegend angetroffen wird, ist also der der dolichocephalen blonden „germanischen“ Rasse, wie sie in ähnlicher Reinheit kaum noch in einem zweiten Gebiet des Erdballes, sicher nicht auf dem Festlande, bei den „Germanen“ κατ’ ἐξοχήν, sich vorfindet. Am besten bewahrt hat sich der reine Typus in Schweden nach der norwegischen Grenze hin, also im Binnenlande, im Gegensatze zu dem Küstenlande, wo offenbar „die kräftigsten Angriffe auf die reinen Typen der Bevölkerung“ stattgefunden haben.

Es handelt sich aber, wie die vorliegenden umfassenden neuen Erhebungen mit voller Bestimmtheit darthun, zugleich um einen ausgesprochen hochwüchsigen Menschenschlag. Auf 45000 21jährige Wehrpflichtige berechnet, ergiebt sich für ganz Schweden eine Mittelzahl der Körpergröße (Standhöhe) von 170^{879} cm. Wie an anderen Orten, so lassen auch in Schweden regionale, topische

oder territoriale Unterschiede der Körpergröße sich nachweisen. Doch sind — sieht man von Lappland ab — die Unterschiede im ganzen nicht erheblich. Ja es ist die Uniformität der Bevölkerung recht auffallend. Wo Differenzen der Körpergröße hervortreten, sind nach Ansicht der Verfasser der Anthropologia suecica anscheinend vor allem Rassencharaktere bestimmendes Moment. Orographische, topographische, soziale, nutritive und sonstige Bedingungen treten an Bedeutung zurück — eine Anschauung, die in der Anthropologie zwar nicht der augenblicklich herrschenden Mode entspricht, jedoch von gewichtiger Seite (Anutschin) gestützt wird. Es muss nach Ansicht der Verf. eine gewisse Anzahl kleiner Leute, fremde Elemente also der ursprünglichen germanischen Bevölkerung sich hinzugesellt haben.

Die Großen, also Leute mit mehr als 170 cm Körperhöhe, machen entsprechend dem bedeutenden Mittel in Schweden fast 60% (59,2%) aller Gemessenen aus. Und zwar entfallen auf die Stufe 170—174 cm 32,7%, auf 175—179 cm 19,3%, auf 180—184 cm 5,9%, auf 185—189 cm 1,1%. Leute von 190 cm Körperhöhe fanden sich insgesamt 21mal; 20 hatten eine Länge von 191 cm; 10 von 192 cm, 9 von 193 cm, 7 von 194 cm, 3 von 195 cm, 2 von 196 cm, 5 von 197 cm, 3 von 198 cm, 2 von 199 cm. Einer, mit 2 m Höhe, war bereits beinahe ein echter Riese. Wenn wir nicht irren, soll nach Quetelet — theoretisch — schon auf 10000 Mann ein Riese (mit über 200 cm Maß) entfallen. Es ist bei einem so hochwüchsigen Volke doppelt merkwürdig, dass in der schwedischen Garde keine solche Individuen auftreten. Ranke ist es ja in Bayern, bei einer ebenfalls auf 45000 sich erstreckenden Massenerhebung, ganz ähnlich hinsichtlich des Riesenmenschen ergangen.

Nicht ganz einwandfrei erscheint uns die vorhin angeführte mittlere Körperhöhe von 170 cm. Solche Mittelzahlen kommen zwar vor; allein im vorliegenden Fall ist das wirkliche Mittel anscheinend vielleicht doch etwas geringer. Die Berechnungen der Anthropologia suecica sind an sich natürlich vollkommen richtig. Es ist aber, wie uns scheint, zu bedenken, dass die große Schaar der kleinen Leute, also jener, die das festgesetzte Mindestmaß (für Schweden 157 cm) nicht erreichten, als untauglich ausgeschieden wurden. Gemessen und den Berechnungen zu Grunde gelegt sind nur die Tauglichen. Es handelt sich also um ein Material, das, ehe es den Autoren der Anthropologia suecica zufloss, einer förmlichen künstlichen Auslese unterworfen worden war. Wie groß die Anzahl dieser Kleinen war, ist unbekannt, ließe sich aber aus den Konskriptionslisten der betreffenden Jahrgänge ermitteln. Gewiss ist, dass sie das obige Mittel der Körpergröße um ein gewisses Etwas deprimieren würden, vielleicht bis zu völliger Uebereinstimmung mit dem durch Hultkranz (232000 Messungen!) aufgefundenen Mittel von 169,51 cm.

Dass indessen dieses Mittel im Hinblick auf späteres Nachwachstum einer Korrektur bedarf, ist auch für Schweden sichergestellt.

Der Raum verbietet uns, eine Reihe weiterer interessanter Einzelheiten aus dem reichen Material der Anthropologia suecica hervorzuheben, und namentlich bedauern wir, nicht auf die Proportionsverhältnisse, die Sitzgröße, die Beinlänge, die Klafterspannung, die bei den Erhebungen mit berücksichtigt wurden, genauer eingehen zu können. Nur eine Frage, nämlich die der Wechselbeziehungen der anthropologischen Charaktere und ihrer Verbindungen miteinander, soll hier zum Schluss noch in aller Kürze berührt werden.

Wichtig und interessant sind vor allem die gegenseitigen Beziehungen zwischen Kopfform und Körperlänge. Die Prozentzahlen, die aus den Tabellen der Anthropologia suecica gewonnen wurden, sprechen in der That, wie die Verfasser sich ausdrücken, eine deutliche Sprache, indem sie zur Evidenz darlegen, dass auch an schwedischem Material eine bestimmte Korrelation zwischen Schädelform und Körpergröße sich nachweisen lässt. Aus den Zahlenreihen geht hervor, dass auch in Schweden ausgeprägte Langköpfigkeit die bestimmte Tendenz zeigt, sich mit größeren Maßen der Körperlänge zu kombinieren (Ammon's Gesetz der Langköpfigkeit der Großen, das indessen schon Welcker nicht unbekannt war). Bei den Mesocephalen und Brachycephalen fallen die Prozentzahlen der Individuen mit steigender Körpergröße.

Schwieriger gestaltet sich die Frage des Verhältnisses zwischen Kopfform und Pigmentierung. Es besteht, wie die Anthropologia suecica betont, keine eigentliche Wechselbeziehung zwischen beiden Charakteren, und selbst zwischen den verschiedenen Pigmentierungen lassen solche Beziehungen nicht mit voller Bestimmtheit sich nachweisen. Wohl aber hat es den Anschein, dass die Farbencharaktere, die Augen- und die Haarfarben, sowohl jede für sich als ihre Verbindungen, eine bestimmte Neigung zeigen, gleichförmig auf die verschiedenen Stufen der Körpergröße und des Kopfindex sich zu verteilen. Dagegen scheint es, dass in der Art und Weise, wie die verschiedenen Pigmentanordnungen mit den einzelnen Stufen der Körperhöhe sich kombinieren, keine bemerkenswerten Unterschiede bei den verschiedenen Typen der Kopfform hervortreten.

Zu den großen anthropologischen Massenforschungen der Neuzeit, der amerikanischen von Gould, der deutschen von Virchow, Ranke, Ammon, der russischen von Anutschin gesellt sich ebenbürtig nunmehr die schwedische der Anthropologia suecica.

Sie erscheint ebensosehr als eine Zierde vaterländischer Forschung, als sie uns ein Muster wissenschaftlicher Ermittelung und Darstellung vor Augen führt. Der Anthropologia suecica ist gleich ihrer Vorgängerin, der Craniologia suecica, die unter dem Titel „Crania suecica antiqua“ erschien und von G. Retzius bearbeitet wurde, für alle Zeiten ein ehrenvoller Platz in der wissenschaftlichen Weltlitteratur gesichert. **Richard Weinberg-Dorpat.** [60]

Herdman's Untersuchungen über die Biologie der ceylonesischen Perlenmuschel.

Professor Herdman hat mit seinem Assistenten Hornell Untersuchungen über die Biologie, besonders auch die Perlenbildung der *Margeritifera vulgaris* Schum. im Golfe von Manar angestellt und nun einen vorläufigen Bericht über die Ergebnisse derselben veröffentlicht. Im Hintergrunde des Golfes von Manar, im Süden der als Adamsbrücke bekannten, Ceylon mit dem Festlande verbindenden Reihe von Landzungen, Inseln und Sandbänken, liegt eine ausgedehnte Untiefe. Diese erstreckt sich die Nordwestküste von Ceylon entlang ziemlich weit nach Südosten und Süden, ist bis 30 km breit, größtenteils 10—30 m tief und senkt sich plötzlich mit einer steilen Stufe, zu dem 1000—2000 m und darüber tiefen, mittleren Teil des Golfes hinab. Jene Untiefe ist teils felsig, teils sandig, und die Stufenkante entlang zieht sich ein 60 km langer, 5—11 km breiter Streifen felsigen Grundes. Auf den felsigen Teilen dieser Untiefe sitzen die Perlenmuscheln.

Seit den ältesten Zeiten wird dort Perlenfischerei betrieben. Die Durchsicht der bezüglichen holländischen und englischen Berichte aus dem 18. und 19. Jahrhundert hat ergeben, dass ertragreiche Perioden mit solchen abwechselten, in denen keine Perlenfischerei betrieben wurde. In den Jahren 1732—1746, 1768—1796, 1820—1828, 1837—1854, 1864—1868 und 1891—1903 wurden keine Perlen gefischt, während zwischen diesen Perioden die Ausbeute eine bedeutende war. Herdman's Untersuchung hat gezeigt, dass die Ursache dieser zeitweiligen Unproduktivität nicht etwa in einer periodischen Perlenarmut der Muscheltiere, sondern in einem vollkommenen Fehlen ausgewachsener Margaritiferen in ihren gewöhnlichen Standort liegt.

Auf dem felsigen Streifen an der Stufenkante treten alle paar Jahre massenhafte junge Perlenmuscheln auf, die aber bald, gewöhnlich schon nach sechs Monaten, wieder verschwinden. Seit 1880 ist diese landfernste von den Muschelbänken elfmal mit jungen Margaritiferen besiedelt worden und diese sind ebenso oft wieder verschwunden. Zweifellos sind es die Südwest-Monsunstürme, welche diese Muschelsiedelung vernichten, indem sie das Wasser bis zu beträchtlicher Tiefe aufregen und an der Stufenkante heftige Strömungen erzeugen, welche die jungen Muscheln entweder mit Sand und Steinen verschütten oder abreißen und entführen. Außerhalb dieser Stufe, im tieferen Wasser, wurden keine Perlenmuscheln gefunden und es ist wohl anzunehmen, dass die Neubesiedelung dieser Bank durch die wenigen, die Sturmperioden überlebenden und hier ihre Eier ablegenden Margaritiferen bewirkt wird. Herdman spricht sich hierüber jedoch nicht näher aus.

Das periodische Verschwinden der Muscheln auf den küstennahen Bänken dürfte auf die weitgehende Vernichtung der Tiere

1) W. A. Herdman, The Pearl Fisheries in Ceylon. Royal Institution of Great Britain. Weekly Evening Meeting. March 27. 1903. 9 pp., London 1903.

beim Perlenfischen zurückzuführen sein; wenigstens meint Herdman, dass die Margaritiferen wohl im stande seien, gegen ihre natürlichen Feinde, die Seesterne, die sie fressen, die Bohrmuscheln, die sie anbohren und aussaugen, und die Bohrschwämme, die ihre Schalen durchlöchern, sowie gegen die durch innere Parasiten hervorgerufenen Krankheiten, aufzukommen. Er schlägt vor, die jungen Muscheln, die, wie erwähnt, häufig massenhaft auf der äußeren Bank an der Stufenkante auftreten — ehe sie vom Monsun vernichtet werden — zu sammeln und auf den küstennahen, felsigen Teilen der Untiefe anzusiedeln.

Nur sehr wenige von den vielen untersuchten Perlen enthielten im Innern ein Sandkorn. Sandkörner sollen überhaupt nur dann ins Innere des Tieres gelangen und hier Anlass zur Perlenbildung geben, wenn die Schalen gebrochen oder (von Bohrschwämmen) durchlöchert sind. Im Centrum der allermeisten Perlen wurden mehr oder weniger deutliche Reste parasitischer Platyhelminthen angetroffen. In den ceylonesischen Margaritiferen leben mehrere verschiedene Parasiten. Es wurden sowohl Cestoden und Trematoden als auch Nematoden beobachtet. Wenn nun auch alle diese Anlass zur Perlenbildung geben können, so glauben doch Herdman und Hornell in einem Tetrarhynchus den hauptsächlichsten Perlenbildner entdeckt zu haben. Hornell verfolgte die Entwickelung dieses Wurmes bis zu einem freischwimmenden Schwärmstadium, und er glaubt mit ziemlicher Sicherheit nachgewiesen zu haben, dass diese Schwärmlarve in einen Fisch, den *Balistes mitis* eindringt und sich hier weiter entwickelt. Die nächste Generation dieses Wurmes dürfte in den Haifischen leben, welche sich von dem *Balistes* nähren. **R. v. Lendenfeld (Prag).** [67]

Berichtigung

zum Beitrag: Ueber den Antagonismus zwischen Hermaphroditismus und Differenzierung sowie über einige dieses Thema berührende Fragen.

S. 384 (Nr. 10) Zeile 5 muss es heißen: **potentiell 40 und aktuell 20 = 60.**

S. 384, Absatz I, Zeile 10 muss es heißen anstatt Reifeerscheinungen: **Spezialisierung.**

S. 502 (Nr. 14—15) Zeile 17 muss es heißen anstatt Halbierung: **die Spezialisierung.**

S. 503 Zeile 4 muss es heißen anstatt mit 200: **von 200.**

S. 507, Anmerkung 1, Zeile 9 anstatt: weil bei derselben nur der quantitative Charakter der geschlechtlichen Fortpflanzung hauptsächlich hervortritt, während die Natur bestrebt ist, beide (quantitative und qualitative) Charaktere zur Geltung zu bringen: **weil bei derselben nicht auch der qualitative Charakter der geschlechtlichen Fortpflanzung hervortritt, während die Natur eben bestrebt ist, denselben gerade zur Geltung zu bringen.**

Dr. J. Schapiro, Bern.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. September 1903. № 19.

Bericht über den Einfluss von Pflanzen auf die Entwickelung von Moskitos.

Deutsches Kolonialblatt, XIV, Nr. 9, 1. Mai 1903.

Im Anschluss an G. M. Corpul's Veröffentlichungen in „Public Health Reports" stellte Herr Dr. Strunk, Direktor des bot. Gartens zu Viktoria-Kamerun, Beobachtungen an über die Auswahl bestimmter Baumarten zu Brutplätzen seitens der Moskitos. Zu $^1/_3$ mit Wasser gefüllte Kalebassen (aus Flaschenkürbissen hergestellte Gefäße) sowie Blech- und Glasgefäße wurden an verschiedenen Bäumen aufgehängt und während $5^1/_2$ Monaten häufig auf die Anwesenheit von Larven untersucht. Während dieses ganzen Zeitraumes wurden nur einmal Larven von *Anopheles* gefunden, und zwar in einer nahe bei der Direktorwohnung an einer *Persea gratissima* aufgehängten Kalebasse. Dagegen fand man *Culex*-Larven sehr häufig und an verschiedenen Bäumen. Diese Resultate sind wohl dadurch zu erklären, dass *Culex* in der Auswahl seiner Brutplätze ziemlich anspruchslos ist, *Anopheles* dagegen nur unter bestimmten günstigen Bedingungen seine Eier ablegt. Dass in einem Fall *Anopheles*-Larven gefunden wurden, kann sehr wohl damit zusammenhängen, dass der betreffende Baum in der Nähe eines Wohnhauses stand. Als Gewächse, an denen *Culex*-Larven besonders häufig gefunden wurden, werden genannt: *Mango*, *Hibiscus*, Bay-Oelbaum, *Ananas, Kakao, Kickia elastica*, Jap. Mispel, *Lendolphien*, *Bambus*, Kampher-Baum, Ceylon-Zimmtbaum, *Ricinus*. Die drei letzten Arten wurden bisher häufig für wirksame Abschreckungsmittel gegen Moskitos gehalten. Pflanzen, die

nur sehr selten von *Culex* aufgesucht werden, sind: *Melia Azedarach, Sapium sebiferum, Bauhinia variegata, Codiaeum* (hochgelbe Varietät), *Dracaena Veitschii, Anona squamosa, Caryophyllus aromaticus, Andropogon nardus, Eucalyptus* sp. Demnach scheint *Culex* eine Vorliebe für gewisse Pflanzen zu haben, eine Erkenntnis, die immerhin von Wert ist und bei der Anlegung von Pflanzungen in der Nähe von Wohnhäusern berücksichtigt zu werden verdient. [64]

K. Grünberg.

Tiergeographisches über die Oligochäten.

Von K. Bretscher, Zürich.

(Schluss.)

Die für die Schweiz endemischen Arten sind nun:

1. *Eisenia udei* Rib., gefunden auf dem Heustrich (1),
2. *Allolobophora pallida* Br. Frutt (2), Fürstenalp (2+), Obersandalp (2+), Murgsee (wenig östlich von 6+).
3. „ *rhenani* Br. Rheinau (6+), Mellingen (13). Spanneggsee (6+), Linththal (6+).
4. „ *brunescens* Br. Mellingen (3), Bäretsweil (3+).
5. „ *ribaucourti* Br. Hasenberg (5),
6. *Dendrobaena rubra* Br. Ascona (4),
7. „ *benhami* Br. Ascona,
8. „ *herculeana* Br. Hasenberg (5),
9. „ *lumbricoides* Br. Hasenberg (5),
10. „ *riparia* Br. Mellingen (36),
11. *Helodrilus tyrtaeus* Rib. Morgins (0),
12. „ *asconensis* Br. Ascona (4),
13. *Octolasium hortensis* Br. Zürich (8),
14. „ *nivalis* Br. Jochpass (7),
15. „ *rectum* Rib. Heustrich (1),
16. „ *düggelii* Br. Einsiedeln (9).

Unter *A. pallida* habe ich hier diese 1900 beschriebene Art und meine *A. aporata* zusammengefasst, da ich mich überzeugt habe, dass dies richtiger ist, als sie zu trennen.

Die Fundorte sind auf dem Kärtchen mit den in Klammer stehenden Zahlen angemerkt.

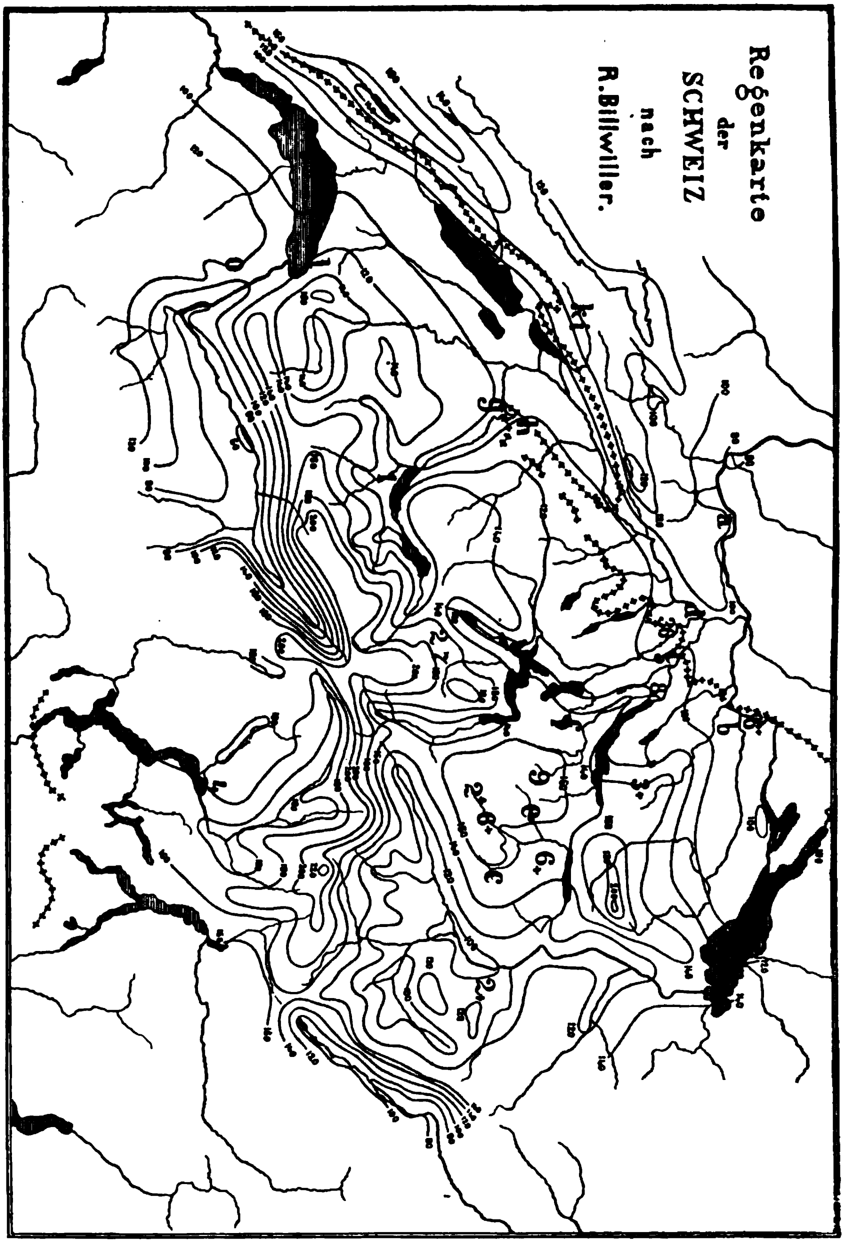
So ist ersichtlich, dass diese Arten alle ohne Ausnahme dem Gebiete angehören, das vergletschert war und keine einzige auf dem zur Eiszeit freien Teile der Schweiz gefunden worden ist. Wenn nun auch zugegeben ist, dass die Beobachtungen in letzterem, dem nicht vereisten Lande, noch zu spärlich sind und da noch einzelne der genannten, vielleicht auch neue Arten getroffen werden können, so wird dadurch doch die Thatsache nicht umgestoßen, dass gerade die vereisten Gebiete durch einen großen Reichtum

endemischer Formen sich auszeichnen, von denen allerdings noch nicht zu sagen ist, welches Verbreitungsgebiet ihnen zukommt. Es scheint mir wahrscheinlich, dass es sich mit wenigen Ausnahmen, z. B. von *D. rhenani*, *A. pallida* um rein lokale Arten handelt. Die letztere ist eine ausgesprochene Höhenform, welche die erstere, die das Mittelland und die Thalsohlen bewohnt, über ca. 1600 m ersetzt. Im Linththal z. B. findet sich *D. rhenani* vor, während *A. pallida* auf der in 1800 m Höhe gelegenen Sandalp häufig ist, jene hier, diese dort fehlt.

Nur die Arten wurden hier berücksichtigt, welche bis jetzt nicht auch außerhalb der Schweiz getroffen wurden; somit ist für sie eine Einwanderung aus Gebieten, die zur Eiszeit frei waren, nicht wahrscheinlich. Selbstverständlich wird zugegeben werden müssen, dass die von Michaelsen berührte Einwanderung thatsächlich stattgefunden hat und Arten nach dem Rückgang der Gletscher an ihnen passenden neuen Stellen sich angesiedelt haben, die ihnen vorher nicht zugänglich waren. Doch liegt wohl wenig Veranlassung vor, dieser Einwanderung mit Rücksicht auf die endemischen Formen eine sehr große Bedeutung beizumessen, vielmehr scheint mir in deren großer Zahl ein Hinweis darauf zu liegen, dass es wirklich solche, d. h. dass sie zum größten Teil jüngeren Ursprungs und wohl auch in ihrer Mehrzahl da zur Ausbildung gelangt sind, wo wir sie heute finden. Es würde sich also mit ihnen gerade so verhalten, wie wir mit einer Reihe limikoler Formen anzunehmen haben. Die Ueberlegung, dass doch wahrscheinlicherweise eine größere Uebereinstimmung in den Faunenbeständen der während der Vergletscherung eisfreien und eisbedeckten Gebieten zu Tage treten müsste, als es wirklich der Fall ist, führt ferner dahin, einen maßgebenden Einfluss jener Epoche auf die heutige Fauna in dem Sinne abzulehnen, dass die endemischen Formen der Schweiz in ihrer Großzahl auf Perioden zurückreichen, die vor jenes Ereignis fallen. Es ist nun zu untersuchen, ob nicht andere Möglichkeiten sich bieten, die Beobachtungen unserem Verständnis näher zu bringen.

Da hat man sich einmal der großen Variabilität der Lumbriciden zu erinnern; die systematischen Arbeiten über diese Familien erwähnen fast ohne Ausnahme bei jeder Art einer mehr oder weniger erheblichen Anzahl von den typischen abweichender Formen und Varietäten und es ist gar nicht ausgeschlossen, dass die eine oder andere der oben genannten Arten sich als eine bloße Variation bezw. Mutation erweisen und demzufolge einer Ursprungsart anzureihen sein wird. So unterscheiden sich *A. pallida* und *D. rhenani* eigentlich bloß durch die Zahl der Samenblasen und gerade von den Generationsorganen sind eine Reihe von Abnormitäten bekannt, sei es, dass sie in größerer, geringerer Zahl sich anlegen, nur einseitig ausgebildet werden u. s. w. Ferner liegen Bastardierungen

wohl auch im Bereiche der Möglichkeit, die ebenfalls zu abnormen Bildungen Veranlassung geben können. Trotzdem nun auch nicht



ausgeschlossen ist, dass namentlich in nur vereinzelten Exemplaren und an einem einzigen Standorte gesammelte Formen später wieder

eingezogen werden müssen, liegt dem Systematiker doch die Pflicht ob, gerade auch solchen Erscheinungen seine volle Aufmerksamkeit zu schenken, und wo es sich um ausgesprochene Differenzen handelt, wird ihm eben nicht viel anderes übrig bleiben, als seine Funde mit einem Namen zu versehen. Weitere Beobachtungen werden später lehren, ob es sich nur um eine zufällige oder aber um eine konstante Thatsache handelt.

Unzweifelhaft verdienen aber auch die äußeren Bedingungen Berücksichtigung. Die Bodenverhältnisse sind für das Dasein der Regenwürmer nicht durchweg gleich günstig, er darf nicht zu locker und die oberste Erdschicht, die ihnen Aufenthalt bietet, nicht zu dünn sein; ein undurchlässiger Untergrund sagt ihnen im allgemeinen besser zu als durchlässiger, was alles zusammenhängt mit ihren großen Ansprüchen an ausreichende Feuchtigkeit. Ihre Winterruhe ist kein Schlaf, sondern bloß Lethargie, deswegen hat sicher auch die Stärke und die Dauer der Schneebedeckung Einfluss auf ihre Existenz, wie die Intensität der Winterkälte. Empfindlichere Arten werden dieser erliegen, in zu lange dauerndem Winter nicht aushalten. Doch scheinen gerade diese Einflüsse für die Verschiedenheit der Faunen in der Schweiz und in Norddeutschland nicht maßgebend zu sein, denn die phänologischen Karten weisen für beide Gebiete so ziemlich dieselben Verhältnisse auf. So würde noch die Beschaffenheit des Bodens zu berücksichtigen sein, über die ich, soweit sie die letzteren Gebiete betrifft, kein Urteil habe. Es wird hier meist sich um lockere, oberflächliche Erdschichten handeln, während bei uns schwere Böden eher überwiegen.

Die Ernährungsverhältnisse kommen nicht in Frage, da die Lumbriciden in Gebieten nicht vorkommen, deren Pflanzenwuchs zu spärlich ist oder wo er gar ganz fehlt.

Die beigegebene Regenkarte, in der die Fundstellen der endemischen Arten mit Zahlen, die Orte, welche keine solche aufweisen, mit Buchstaben bezeichnet sind, scheint nun einen schwerwiegenden Faktor mit Rücksicht auf die Verbreitung der Regenwürmer zur Anschauung zu bringen, der in den Feuchtigkeitsverhältnissen zu suchen ist. Verzeichnet sind hierbei nur diejenigen Stellen, welche als gut durchsucht bezeichnet werden können, so dass endemische Arten wohl beobachtet worden wären, wenn sie überhaupt sich vorfinden würden.

Den gewöhnlichen Bestand an Regenwürmern weisen auf:

	Mit einer jährl. durchschnittl. Regenmenge von
a) Ryburg	90—100 mm
b) Dorf	80—90 „
c) Elm	150—160 „

		Mit einer jährl. durchschnittl. Regenmenge von	
d)	Turgi	90	„
e)	Klönthalersee . .	160—170	„
f)	Aegeri	140—150	„
g)	Bern	90—100	„
h)	Bremgarten . .	90—100	„
i)	Chasseral . . .	120	„
k)	St. Imier . . .	120	„
l)	Clarens	130	„

Endemische, d. h. bis jetzt nur schweizerische Arten zeigten:

		Durchschnittl. Niederschlagsmenge	
0	Morgins	120—130	mm
1	Heustrich	110	„
2	Frutt	170—180	„
2+	Obersandalp . .	170	„
2+	Fürstenalp . . .	100—110	„
3	Mellingen . . .	90—100	„
3+	Bäretsweil . . .	140—150	„
4	Askona	180—190	„
5	Hasenberg . . .	100—110	„
6	Mellingen . . .	90—100	„
6+	Linththal . . .	160—170	„
6+	Murgsee	150—160	„
6+	Rheinau	80—90	„
7	Jochpass . . .	170—180	„
8	Zürich	120	„
9	Einsiedeln . . .	170	„

Unverkennbar enthält die zweite Liste im Vergleich mit der ersten eine größere Zahl von Orten mit höheren Regenmengen. Der Unterschied wird dadurch noch gesteigert, dass die Fundstellen Mellingen und Rheinau die feuchten Kiesufer der Reuß und des Rheines selber sind, wo durch Ueberspülung für die nötige Feuchtigkeit gesorgt ist. Zürich hätte auch aus der Liste wegbleiben können, denn die Art, welche von da in Betracht kommt — *Octolasium hortensis* — ist ziemlich sicher durch wenige Jahre vorher da eingesetzte Gartenpflanzen eingeführt worden; sie hat sich nämlich noch nie außerhalb des ersten Fundortes, einem Garten, gezeigt. Die Ausbeute vom Hasenberg stammt vom bewaldeten Nordabhang, für 2 Arten wenigstens wiederum aus unmittelbarer Nähe von kleinem Bache oder Stellen mit sogenanntem Bergschweiß. Anderseits hätte Turgi auch mit Recht statt in der ersten, in der zweiten Liste figurieren können, denn dort ist am Rand der Limmat

unter Steinen *Octolasium lissaense* var. *argoviense* häufig, die bislang nur an der Limmat getroffen wurde. Da ferner *Dendrobaena rhenani* im Linththal heimisch ist, wird sie zweifellos auch den beiden Seitenthälern des Klönthalersees und des Sernf nicht fehlen, also an jenem und in Elm wohl noch gefunden werden.

So drängen die Beobachtungen zu dem Schlusse, dass die Feuchtigkeitsverhältnisse für das Auftreten der Lumbriciden von maßgebender Bedeutung sind und die atmosphärischen Verhältnisse eine große Rolle spielen. Damit möchte ich nun keineswegs ausgesprochen haben, dass in anderen Ländern die Sache nun genau wieder so liegen müsse, wie sie in der Schweiz nach den vorliegenden Beobachtungen sich gestaltet, da dort vielleicht wieder andere Momente zu entscheidender Bedeutung gelangen. Jedenfalls aber scheint der hier in den Vordergrund gestellte Gesichtspunkt der Nachprüfung auch für weitere Gebiete wert. Würde er sich als richtig herausstellen, so wären im Gegensatz zu den Aeußerungen Michaelsen's diese endemischen Arten nicht vor-, sondern postglazial und somit relativ sehr junge Formen.

Da alle Beobachtungen mit aller Entschiedenheit darauf hinweisen, dass die Lumbriciden sehr von einem gewissen und beträchtlichen Maße von Feuchtigkeit abhängig sind, so ist die Möglichkeit, dass in dem Voralpengebiete und in mittleren Höhenlagen hauptsächlich eine große Artenzahl zur Ausbildung gelangte, gar nicht von vornherein abzuweisen; die Vielgestaltigkeit der topographischen Verhältnisse konnte hierauf nur günstig einwirken. Wenn in den höheren Lagen von ca. 1800 m an wieder eine Gleichförmigkeit im Faunenbestand eintritt, so kann die Ursache hierfür in den Schnee- und Frostverhältnissen, der schwachen obersten Humusschicht gesucht und wohl auch gefunden werden. Als endemische Arten wurden aus dieser Region nämlich bis jetzt nur *Allolobophora pallida* und *Octolasium nivalis* verzeichnet.

Unter der Voraussetzung, die gegebenen Ausführungen erweisen sich als richtig, bestünde dann gewiss Berechtigung, wenigstens für einen großen Teil der überall in Europa verbreiteten Lumbriciden wie *Lumbricus rubellus, Helodrilus rubidus, Allurus tetraedrus*, um nur die häufigsten und überall vorkommenden zu erwähnen, einen Ursprung anzunehmen, der über die Vergletscherung zurückreicht.

Die beigegebene Regenkarte ist nach der von Herrn Prof. Dr. Billwiller in Zürich publizierten angefertigt; für seine bereitwilligst erteilte Erlaubnis, sie für meine Zwecke hier dienstbar zu machen und reproduzieren zu dürfen, möchte ich ihm zum Schlusse noch meinen ergebensten Dank abstatten. [26]

Ueber die künstliche Befruchtung von Säugetieren und ihre Bedeutung für die Erzeugung von Bastarden.

Vorläufige Mitteilung.

Von E. J. Iwanoff (St. Petersburg).

Indem ich die technische und historische Seite der Frage einstweilen unberücksichtigt lasse, beabsichtige ich in gegenwärtiger vorläufiger Mitteilung mich auf eine möglichst kurzgehaltene Darlegung des faktischen Materials zu beschränken.

Meine Versuche künstlicher Befruchtung habe ich zuerst im Frühjahre 1899 in dem St. Petersburger Institut für experimentale Medizin begonnen[1]).

Die Vornahme einer Reihe von Versuchen an kleineren Säugetieren (Meerschweinchen, Kaninchen, Hunden), welche zur Aufgabe hatten, die Möglichkeit einer künstlichen Befruchtung des Weibchens durch Spermatozoen in künstlichem Medium, bei gänzlicher Abwesenheit von Säften der accessorischen Geschlechtsdrüsen, nachzuweisen[2]), gab mir Gelegenheit, eine Technik des Einsammelns und Einspritzens des Samens auszuarbeiten, welche nicht nur bei Versuchen an Pferden, sondern auch an allen anderen Arten von Säugetieren anwendbar wäre.

Bis jetzt ist es mir gelungen, Versuche an Pferden, Kühen, Schafen, Nagern (Meerschweinchen, Kaninchen, Hasen, Mäusen, Ratten), Hunden und Vögeln (türkischen Enten, Hausenten, Hühnern, Truthühnern und Perlhühnern) anzustellen.

Die Versuche an Pferden habe ich im Auftrag der Hauptverwaltung des Reichsgestütswesens zuerst in dem Dubrowsky'schen Gestüt (Eigentum S. K. H. des Oberdirigierenden des Reichsgestütswesens), sodann an einem speziell für die Versuche bestimmten Punkte durchgeführt.

Im Jahre 1899 konnten die Versuche erst in der zweiten Hälfte des August unternommen werden, wo die geschlechtliche Thätigkeit der Pferde herabgesetzt ist, und sollten zum Ende des Monats abgeschlossen werden. Zu den Versuchen dienten 10 Stuten, welche trotz im Frühjahre erfolgten Deckens durch Hengste unbefruchtet geblieben waren. In dieser Zahl war eine 23 jährige Stute, welche

1) Ueber die Resultate meiner Versuche und die bei denselben angewandte Technik habe ich berichtet: 1. den 4. September 1899, im physikalischen Auditorium der Moskauer Universität, auf Wunsch des Komités zur Organisation einer allrussischen Pferdeausstellung; 2. den 16. Dezember 1899, in der Sitzung der St. Petersburger Naturforschergesellschaft (gedruckt in den „Arbeiten der Gesellschaft"); 3. im Dezember 1901 in der Jahresversammlung der Moskauer Akklimationsgesellschaft; 4. den 6. Februar 1903 in der St. Petersburger Gesellschaft russischer Aerzte.

2) Journal de Physiologie et de Pathologie générale 1900, I, p. 95: „La fonction des vésicules séminales et de la glande prostatique dans l'acte de la fécondation, par Elie Iwanoff. St. Pétersburg.

während ihres ganzen Lebens nur einmal gefohlt hatte, ferner eine 19jährige, eine 17jährige und eine 9jährige Stute, welche trotz alljährlich erfolgten Deckens noch nie Fohlen geworfen hatten. Außerdem wurde zweien von den Mutterstuten Samen mit gänzlich bewegungslosen Spermatozoen eingespritzt. Nichtsdestoweniger wurden im Juli 1900 von künstlich befruchteten Stuten zwei Stutenfohlen geworfen, welche normal entwickelt und gesund waren. Das eine dieser Fohlen stammte aus der obenerwähnten Stute, welche bis dahin trotz natürlichen Deckens durch Hengste noch nie gefohlt hatte.

Auch im Frühjahre 1900 führte ich persönlich Versuche aus, z. T. auf dem Dubrowsky'schen Gestüt, z. T. auf einem speziell hierzu designierten Punkt. Darunter waren 10 bei absoluter Isolierung der Stuten streng durchgeführte Versuche, von welchen 5 ein positives Resultat ergaben (2 Hengst- und 3 Stutenfohlen).

Im Frühjahr 1901 wurden Versuche künstlicher Befruchtung an 36 Stuten ausgeführt, wobei den in der Pferdezucht üblichen Bedingungen (Jahreszeit und Dauer der Deckperiode) möglichst Rechnung getragen wurde.

Dabei erwies sich, dass der Prozentsatz des Fohlens nach künstlicher Befruchtung nicht nur nicht geringer ist als der Prozentsatz, welcher bei natürlicher Befruchtung festgestellt wurde, sondern in einigen Fällen sogar bis zu 100 % steigt. So gaben von 13 Oekonomiepferden, welche nicht durch Arbeit und mangelhafte Ernährung erschöpft waren, alle ohne Ausnahme Nachkommen nach künstlicher Befruchtung, obgleich sich in dieser Gruppe fünf Tiere befanden, welche ein Jahr zuvor, trotz mehrfachen Beschälens durch dieselben Hengste, unfruchtbar geblieben waren. Von 19 Pferden, welche bei Bauern eingekauft wurden, wo Pflege und Fütterung vieles zu wünschen übrig lassen, fohlten 12, d. h. 63,16 % (die mittlere Norm für den Arbeitsschlag beträgt bei natürlicher Befruchtung nicht über 60 %). Unter diesen 19 Pferden befindet sich ein bedeutender Prozentsatz solcher Tiere, welche verkauft worden waren, weil sie im Verlauf mehrerer Jahre keine Fohlen gegeben hatten. Die Versuche an den übrigen vier Stuten bezweckten die Feststellung des möglichen Prozentsatzes von Befruchtungen bei einer nur einmaligen Einspritzung, wobei nicht einmal auf das Auftreten von Brunstanzeichen Rücksicht genommen wurde. Eine dieser Stuten wurde trächtig. Von den 26 auf diese Weise erzielten Fohlen waren 15 Hengste und 11 Stuten.

Die Versuchstiere blieben in Bezug auf die Geschlechtswege die ganze Zeit über völlig gesund. Das Fohlen verlief ohne irgend welche Komplikationen. Auch der Zeitpunkt des Fohlens war durchaus normal. Die Nachkommenschaft zeigt keine Anomalien, ist gesund und unterscheidet sich in keiner Weise von ihren aus

natürlicher Befruchtung entsprungenen Altersgenossen. Ein merkliches Ueberwiegen eines oder des anderen Geschlechts ist nicht zu bemerken. Drei Fälle von Fehlgeburten finden eine Erklärung in gewissen, der Fehlgeburt vorangegangenen Verletzungen. Das Eingehen von sechs bereits nicht mehr säugenden Fohlen wurde durch eine Epizootie (Anthrax) hervorgerufen, welche in der Folge durch Impfung unterdrückt wurde.

Die künstliche Befruchtung wurde nach Auftreten der Merkmale von Neigung zur Paarung vorgenommen. Aus den Versuchsaufzeichnungen geht hervor, dass die Zahl der möglichen Befruchtungen mit dem von einem Sprunge gesammelten Sperma bis zu 30 steigen kann. Es liegen Fälle vor, wo die Menge von Sperma 300 ccm betrug, während das Einspritzen von 10 ccm mehrfach eine Befruchtung zur Folge hatte. Das mittlere Quantum des von einem Hengste abgeschiedenen Samens beträgt etwa 100 ccm.

Im Frühjahre 1902 wurden Versuche künstlicher Befruchtung von Pferden durch Sperma vorgenommen, welches mit Lösungen (NaCl und $NaHCO_3$) in entsprechender Konzentration verdünnt worden war. Die Erfolge dieser Versuche haben die Möglichkeit dargethan, die Produktionsfähigkeit wertvoller Zuchthengste noch um ein Bedeutendes zu erhöhen[1]). Von den 15 Versuchsstuten wurden 8 trächtig; unter den Fohlen überwogen die Hengste (5). Die Geburt selbst verlief in allen Fällen völlig normal, die Fohlen sind normal entwickelt und gesund.

Im Frühjahre des gleichen Jahres wurde die künstliche Befruchtung mit normalem Sperma, ohne Verdünnung durch Lösungen, an 13 Stuten vorgenommen. Davon wurden 7 Stuten trächtig, wobei ebenfalls ein Ueberwiegen der Hengstfohlen (5) zu vermerken war. Zwei dieser letzteren Stuten hatten früher als untauglich für die Zucht gegolten. Drei Einspritzungen außerhalb der Brunstperiode blieben ohne Erfolg.

Die im Frühjahre 1903 vorgenommenen Versuche hatten vor allem den Zweck, an der Hand einer bedeutenderen Zahl von Versuchstieren darüber Aufklärung zu geben, in welchem Grade die Anwesenheit von Merkmalen der Brunst für eine erfolgreiche Befruchtung von Wichtigkeit ist. Derartige Versuche wurden an 15 Pferden angestellt. Ferner sollte festgestellt werden, wie lange das Sperma der Pferde seine Befruchtungsfähigkeit beibehält, indem es unter verschiedenen Bedingungen eine gewisse Zeit hindurch aufbewahrt wird. Es wurden 16 diesbezügliche Versuche angestellt.

1) Alle Fragen, welche sich auf die Lebensfähigkeit der Spermatozoen unter verschiedenen Bedingungen und auf den Transport von Sperma auf gewisse Entfernungen beziehen, lasse ich einstweilen unberücksichtigt, da ich in allernächster Zeit hierüber eine spezielle Mitteilung zu veröffentlichen beabsichtige.

Endlich wurden Versuche ausgeführt, welche die praktische Anwendung der künstlichen Befruchtung an im Privatbesitz befindlichen Pferden bezweckten. Während auf einen den Krongestüten angehörenden Zuchthengst für die Dauer der Deckperiode normalerweise 25—30 Stuten kommen, wurden bei gleichzeitigem Ersatz der natürlichen Befruchtung durch künstliche, 121 Stuten von Privatbesitzern angenommen (die Versuchsstuten nicht mitgerechnet). Dazu muss ich bemerken, dass das Quantum des erhaltenen Spermas durchaus nicht völlig aufgebraucht wurde und dass die Zahl der Einspritzungen auf das doppelte und dreifache hätte erhöht werden können. Es kamen hierbei hauptsächlich den Bauern gehörige Stuten zur Verwendung. Trotz der Neuheit der Sache gab es Tage, an welchen bis zu 10 und mehr Stuten zugeführt wurden. Die Resultate dieser letzteren Versuche werden seinerzeit veröffentlicht werden.

Indem ich zur Besprechung der Versuche künstlicher Befruchtung durch Spermatozoen in künstlichem Medium ohne Teilnahme der Ausscheidungen der accessorischen Geschlechtsdrüsen übergehe, muss ich bemerken, dass vor meinen im Jahre 1899 angestellten Versuchen, nach den Arbeiten von Steinach und von Camus und Gley zu urteilen, in der wissenschaftlichen Litteratur die Ansicht verbreitet war, ein Spermatozoon wäre nur bei Anwesenheit von Säften der accessorischen Geschlechtsdrüsen im stande, das weibliche Ei zu befruchten.

Nach der erfolgreichen Durchführung der Versuche an kleinen Tieren (Meerschweinchen, Kaninchen und Hunden), gelang es mir erst im Frühjahre 1902 diese Versuche an Kühen zu wiederholen. Von der Thatsache ausgehend, dass es mir gelungen war, Nachkommen zu erzielen, indem ich Spermatozoen in künstlichem Medium, welche dem Hoden eines unmittelbar zuvor getöteten[1]) Männchens entnommen wurden, in die Scheide eines weiblichen Meerschweinchens einführte, versuchte ich auch bei Kühen in ähnlicher Weise Nachkommen zu erlangen, wobei der Tod des Stieres bereits einige Stunden vor Anstellung des Versuches eingetreten sein musste. Nach erfolgter Tötung wurde der Stier kastriert und die Hoden wurden in das Moskauer landwirtschaftliche Institut abgeliefert, wo ich sodann die betreffenden Versuche im Auftrage des Ministeriums der Landwirtschaft und der Staatsdomänen ausführte.

Der Versuch wurde an drei Kühen angestellt. Bei zwei Kühen erfolgte die Einspritzung sechs Stunden, bei der dritten 24 Stunden nach Tötung des Stieres. In allen Fällen wurde je eine Einspritzung

1) Siehe meine Mitteilung in der Gesellschaft russischer Aerzte, am 2. Dez. 1899. Botkin's Hospitalzeitung für das Jahr 1900.

vorgenommen. Das Resultat waren zwei gesunde und normale Kälber (das eine von einer der beiden ersten Kühe, das zweite von der dritten Kuh), welche heute noch am Leben sind.

Im Verlauf der, leider sehr wenig zahlreichen Versuche an Kühen, wurde erfolgreiche Befruchtung nach Einspritzung von Spermatozoen des Stieres in ihrem natürlichen Medium auch dann beobachtet, wenn bei der Kuh keine Neigung zur Paarung zu bemerken war. Diese Thatsache weist darauf hin, dass die Ovulation mit der Brunst nicht zusammenzufallen braucht, und bietet sowohl vom wissenschaftlichen wie vom praktischen Gesichtspunkte aus ein großes Interesse.

Im Moskauer zoologischen Garten wurde im Februar 1902 ein junger Hammel nach künstlicher Befruchtung durch Spermatozoen in ihrem natürlichen Medium geboren, welcher acht Monate am Leben blieb, darauf aber infolge eines Missverständnisses seitens der Administration des Gartens geschlachtet wurde. Die Versuche erstreckten sich auf nur zwei Schafe. Obgleich ich der Anwendung künstlicher Befruchtung bei der Aufklärung aller die Bastardierung betreffenden Fragen große Bedeutung beilege, indem diese Fragen nicht nur großes wissenschaftliches Interesse bieten, sondern vielleicht auch dazu bestimmt sind, in der Tierzucht eine Rolle zu spielen, ist es mir leider bisher nicht möglich gewesen, diesbezügliche Versuche in der notwendigen Vollständigkeit anzustellen.

Im August 1902 wurden mittelst künstlicher Befruchtung 12 Eier mit Embryonen einer Kreuzung von Hausente (Männchen) und türkischer Ente (*Anas moschata* Weibchen) erzielt. Nur infolge eines Zufalls kam die Ausbrütung der jungen Entchen nicht zu statten. Die Versuche an Vögeln werden fortgesetzt.

Im Januar 1903 erhielt ich einen Bastard der weißen Maus (Weibchen) und der weißen Ratte (Männchen) infolge künstlicher Befruchtung durch Spermatozoen in künstlichem Medium (Locke'sche Lösung). Diese Versuche wurden in dem speziellen zoologischen Laboratorium der Kais. Akademie der Wissenschaften angestellt, und werden gegenwärtig auch auf andere Tiere ausgedehnt. Die Versuche, Leporiden durch künstliche Befruchtung zu erzielen, sind bisher erfolglos geblieben. Die im laufenden Jahre angestellten Versuche künstlicher Kreuzung von Haushuhn und Perlhuhn mit Truthühnern sind noch nicht abgeschlossen.

Schlussfolgerungen:

Die den Coitus begleitenden psychischen Momente haben keinen Einfluss auf das Gelingen der Schwängerung. Die künstliche Befruchtung kann im Vergleich mit der natürlichen Befruchtung einen größeren Prozentsatz von Schwängerungen ergeben, wenn die Versuche systematisch, ohne Unterbrechungen und unter günstigen

Bedingungen (die Versuche an Pferden im Frühjahre 1901) der Brunstperiode und der Einrichtung durchgeführt werden.

Die künstliche Befruchtung kann in gewissen Fällen unbedingt als ein Mittel im Kampfe gegen die Unfruchtbarkeit dienen.

Die Spermatozoen können die Befruchtung bewirken nicht nur wenn sie in dem Safte der accessorischen Geschlechtsdrüsen enthalten sind, sondern auch dann, wenn das Sperma mit Lösungen von NaCl und $NaHCO_3$ verdünnt wird, ja selbst bei gänzlicher Abwesenheit der Sekrete der accessorischen Geschlechtsdrüsen; dabei behalten die Spermatozoen der Säugetiere, wenn sie in den Hoden verbleiben, ihre Befruchtungsfähigkeit noch mindestens 24 Stunden nach dem Tode des Tieres bei (weitere Versuche in dieser Richtung werden angestellt).

Für das Gelingen der Schwängerung ist es nicht notwendig, dass die Spermatozoen unmittelbar in den Mutterhals eingeführt werden; es liegt eine ganze Reihe von erfolgten Schwängerungen nach Einführung des Samens in die Scheide vor.

Die künstliche Befruchtung nach meinen Methoden (in natürlichen und künstlichen Medien) erlangt eine allgemeine Anwendung und eröffnet ein weites Feld für wissenschaftliche Versuche bezüglich der nachstehenden Fragen:

1. Bastardierung (meine Versuche an Nagern und Vögeln).

2. Erblichkeit von seiten des Vaters, mit Einschluss nicht allein der anatomischen Merkmale, sondern auch der physiologischen Eigentümlichkeiten (erbliche Immunität, Bestimmung des Geschlechts, Missbildungen).

3. Verhalten der Spermatozoen zu den verschiedenen physikalischen und chemischen Agentien.

4. Einwirkung verschiedener physikalischer und chemischer Faktoren auf die Nachkommenschaft durch Vermittelung der Spermatozoen.

In praktischer Hinsicht bietet die künstliche Befruchtung durch Spermatozoen in ihrem natürlichen Medium nach meinen Methoden in der Tierzucht folgende Vorteile:

1. eine rationellere Ausnutzung der Produktionsfähigkeit wertvoller männlicher Zuchttiere;

2. leichtere Erzielung von Bastarden zwischen Individuen, welche durch Größe und Gewicht bedeutend voneinander abweichen;

3. Eröffnung eines neuen Gebietes der Thätigkeit in den Schlachthöfen großer Centren, wo nicht selten wertvolle Rassezuchttiere geschlachtet werden;

4. die Möglichkeit im Falle von Verkrüppelung und sogar des Todes wertvoller Zuchttiere deren noch nicht erloschene Produktionskraft auszunützen;

5. die Möglichkeit, den befruchtenden Grundstoff auf gewisse Entfernungen hin zu versenden, indem die noch im Hoden enthaltenen Spermatozoen die Fähigkeit zur Befruchtung noch mindestens 24 Stunden beibehalten;

6. unter Anwendung meiner Methoden zum Einsammeln des Samens bietet sich die Möglichkeit, das Sperma in quantitativer wie in qualitativer Beziehung genau zu untersuchen, die relative Tauglichkeit eines männlichen Zuchttieres vom Standpunkte der Tierzucht aus festzustellen, die Zahl von Begattungen zu bestimmen, welche dem Zuchttier ohne Schaden für dasselbe zugemutet werden können, endlich den Einfluss des Alters, des Zeitpunktes der Paarung, des Ernährungszustandes und der Motion auf die Quantität und Qualität des abgesonderten Sperma festzustellen;

7. das Fehlen jeglicher Hinweise auf schwache Organisation oder Missbildungen irgend welcher Art bei dem Produkte künstlicher Befruchtung dieser oder jener Art. [50]

Versuche über die Art der Orientierung bei der Honigbiene.

Von L. Kathariner, Freiburg (Schweiz.)

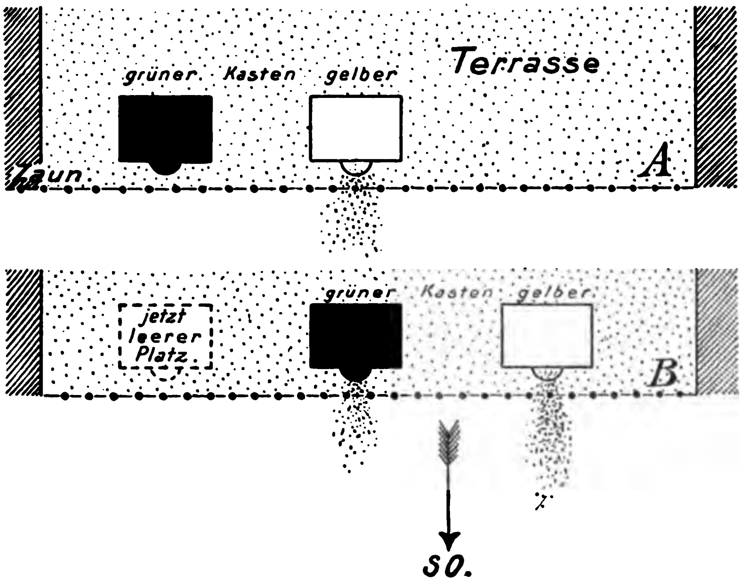
Die Frage nach dem Mittel, welches Ameisen und Bienen den Heimweg zu ihrem Neste wiederfinden lässt, ist in letzter Zeit mehrfach lebhaft diskutiert worden, nachdem sie durch A. Bethe's (1) Aufstellung einer noch „unbekannten Kraft" in Fluss gebracht war. Ein Heimfinden auf Grund von dem Gedächtnis eingeprägten Erinnerungsbildern, wie man es bisher allgemein geglaubt hatte, kann für Bethe nicht in Betracht kommen, da er einer Annahme psychischer Qualitäten bei den Bienen überhaupt keine Berechtigung zugesteht. Es giebt nur Reize und durch sie ausgelöste reflektorische Bewegungen.

Aber auch keiner der bekannten (photischer, chemischer, elektrischer etc.) hier eventuell in Frage stehenden Reize genügt nach Bethe, die Beobachtungsthatsachen zu erklären. Es bleibt somit nichts anderes übrig, als einen Reiz noch unbekannter Art anzunehmen, der bei den auf den Rückweg sich begebenden Tieren Bewegungsvorgänge auslöst, welche sie zum Nest, eventuell zum Ort des Abfluges zurückbringen.

Trotzdem v. Buttel-Reepen (2) unter Beibringung großen Thatsachenmaterials den Bethe'schen Ansichten meines Erachtens mit Erfolg widersprochen hat, soweit die Bienen in Betracht kommen, und weiterhin Bethe (3) selbst, wenn auch nicht formell, so doch de

facto, die „unbekannte Kraft“ fallen gelassen hat[1]), halte ich es nicht für überflüssig, einige Beobachtungen bekannt zu geben, die mir zu beweisen scheinen, dass auf jeden Fall dem Auge die führende Rolle bei der Heimkehr der Biene zukommt, die Annahme einer unbekannten Kraft im Sinne Bethe's dagegen nicht nur überflüssig ist, sondern darüber hinaus in Widersprüche führt.

Die von mir angestellten Versuche fanden auf einer etwa 4 m über dem Boden gelegenen, annähernd quadratischen Plattform von 7,6 m Seite statt. Auf zwei gegenüberliegenden Seiten ist dieselbe von Gebäuden flankiert, die sie um mehrere Meter überragen. Auf



Stellung der Bienenkästen *A* vor, *B* nach der Teilung. (Der Querdurchmesser der Terrasse ist im Verhältnis viel größer, als er hier des beschränkten Raumes wegen der Fall ist.)

der einen freien, nach Südost gerichteten Seite stehen die Bienenkästen, mit ihrer Front 20 cm von einem 90 cm hohen Eisengeländer entfernt. Das ganze Dach ist beschottert und entbehrt besonderer Lokalzeichen. Zum Versuche wurden 2 Ständerbeuten benutzt, die jede auf einem gleichartigen besonderen Untersatz stehend, abgesehen vom Anstrich, dunkelgrün bezw. chromgelb, einander völlig gleichen. Im gelben Kasten war ein Bienenvolk seit 3 Jahren untergebracht. In 1,3 m Entfernung, von Flugloch-

1) 3. S. 210. „Ich habe mich über die Art der Wirkung der Kraft gar nicht ausgesprochen und werde mich auch hüten, die Gedanken, die ich mir über sie gemacht habe, zu publizieren, weil sie zu viel Aergernis erregen würden.“

mitte bis Fluglochmitte gemessen, und zwar links davon (Fig. *A*) stand seit April der grüne Kasten. Derselbe war bis zum Jahre vorher gleichfalls mit Bienen besetzt gewesen[1]).

Am 24. Juni 9^{30} vorm. wurden dem Volk im gelben Kasten, das 20 Waben dicht besetzte, 10 Tafeln mit teils gedeckelter, teils offener Brut entnommen und in den grünen Kasten umgehängt. Der leere Raum wurde in beiden Kästen durch je 10 ausgebaute, leere Rahmen ausgefüllt. Die Königin war bei dem alten Volk geblieben. Nach alter Imkerlehre soll man nun einen Ableger auf den Platz des Mutterstockes stellen, da ihm so alle Trachtbienen erhalten bleiben. Dementsprechend wurde der grüne Kasten an Stelle des gelben, der gelbe rechts davon an einen bis dahin leeren Platz gesetzt (Fig. *B*). Die Entfernung beider Kästen voneinander war die gleiche wie vorher. Der ganze Prozess beanspruchte 20 Minuten. Nun hätten die heimkehrenden Trachtbienen alle in den neuen Stock auf dem alten Platz einkehren sollen, sei es infolge der unbekannten Kraft Bethe's, sei es geleitet von den Wegzeichen der alten Imker. Nichts davon. Für mich, der ich schon 20 Jahre imkere, war es überraschend zu sehen, dass die Trachtbienen, darunter viele mit Höschen, die also sicher direkt von Tracht kamen, ohne Zögern in den alten Stock auf dem neuen Standort einliefen. Im Laufe des Tages glich sich die Stärke des Anfluges, der beim grünen Stock zunächst schwach war, aus; um 7^{30} nachm. kamen an beiden Stöcken behöselte Bienen an und eine Anzahl steißelte vor jedem Flugloch.

Am folgenden Tag hatte sich das Bild sehr zu Ungunsten des neuen Stockes geändert. Statt den größten Teil der Trachtbienen zu haben, war bei ihm der Flug nur etwa $1/_3$ so stark, wie bei dem gelben Kasten. Es wurde nun je ein Dutzend Bienen an beiden Stöcken abgefangen und zwar solche, die eben auf Tracht ausfliegen wollten. Bei einiger Uebung sind sie leicht zu erkennen an der ganzen Art und Weise, wie sie aus dem Flugloch kommen, an der Haltung der Flügel u. dergl. Die vom gelben Kasten wurden weiß (Mehl), die vom grünen rot (Karminpulver) gepudert und dann in 200 m Entfernung fliegen gelassen. Innerhalb einer Stunde kehrten zurück: nach dem gelben Kasten 7 weiße, 3 rote, nach dem grünen eine weiße, 1 rote.

Um 4 nachm. wurden 15 Minuten lang die meisten der ausfliegenden Bienen an beiden Stöcken mittelst eines weichen Pinsels in denselben Farben markiert uud ihre Rückkehr bis 5 nachm. kontrolliert. Im gelben Kasten fliegen zahlreiche weiße und im Verhältnis zur geringen Zahl der dem grünen überhaupt noch ver-

1) Also nicht etwa neugestrichen oder sonstwie auf die Bienen abstoßend wirkend.

bliebenen Flugbienen auch zahlreiche rote Bienen ein, im grünen Kasten wenige, aber sowohl weiße als rote.

Am 26. Juni 9^{30} vorm. wurden, um dem Vergleich gleiche Ziffern zu Grund legen zu können, von jedem Stock je 15 Bienen gezeichnet und in nur 100 m Entfernung fliegen gelassen. Innerhalb einer halben Stunde kehrten zurück nach Gelb 10 weiße, 2 rote, nach Grün 1 weiße, 6 rote Bienen.

Am 27. Juni hatten die Bienen im grünen Kasten noch mehr an Zahl abgenommen und besetzten nur noch ganz zerstreut die 20 Waben; ihre Zahl wäre noch viel geringer, wenn nicht inzwischen viele junge Bienen ausgelaufen wären; im gelben Kasten dagegen fanden die Bienen in den zwei unteren Etagen nur noch schlecht Platz und wurde daher der Honigraum geöffnet.

Am 26. Juni wurde eine zweite Versuchsreihe begonnen. 10^{15} vorm. wurden je 15 Bienen an beiden Stöcken abgefangen, gezeichnet und in 100 m Entfernung aufgelassen; bevor letzteres geschah, war die ganze Vorderseite eines jeden der beiden Stöcke mit einem entsprechend geschnittenen Pappstücke maskiert worden, das genau dieselbe Färbung hatte wie der andere Kasten; der grüne hatte eine gelbe Maske und umgekehrt. Sofort fand eine lebhafte Stauung der ankommenden Bienen vor den Fluglöchern statt. Die Bienen wogten, besonders vor dem alten Stock, Kreise beschreibend hin und her und man konnte unter ihnen auch leicht die markierten herauskennen. Nach längerem Zögern krochen sie aber doch ein, darunter in den grünen (gelb maskierten) Kasten 8 rote, 1 weiße, in den gelben (grün maskierten) 5 weiße, 0 rote. Die Stauung hielt noch an, als nach einer halben Stunde die Pappen entfernt wurden.

Am 16. Juli 10 vorm. wurde der Maskierungsversuch wiederholt, aber die Verkleidung auf das untere, die Fluglochöffnung enthaltende Drittel der Ständerbeuten beschränkt. Nichtsdestoweniger war der in einer Stauung des Anfluges bestehende Effekt ebenso stark wie bei der Maskierung der ganzen Vorderfläche im vorigen Versuch. 3 nachm. war jede Störung des Anfluges geschwunden, die Bienen flogen glatt ein. Als dann andern Tags, 17. Juli 9 vorm. die Masken entfernt wurden, hatte dies keinerlei wahrnehmbare Folge.

Will man die vorliegenden Beobachtungen deuten in Bezug auf die Frage, wie es der Biene möglich ist, bei Rückkehr von der Tracht den Stand und auf diesem den Mutterstock aufzufinden, zu dem sie gehört, so scheint es mir notwendig, einen Unterschied zu machen zwischen zwei Phasen der Heimkehr, die zwar gewöhnlich ununterbrochen ineinander übergehen und als ein Akt erscheinen, von denen aber auch die zweite sich verzögern bezw. ganz ausfallen kann. Ich meine, die Biene kann in einem Zuge

vom Trachtplatz bis in das Flugloch ihres Stockes gelangen, sie kann aber auch, durch irgendwelche Störung veranlasst, bereits am Stande angelangt, zaudern, in einen der Kästen einzuschlüpfen bezw. in einen unrichtigen einkehren[1]).

Wie die Biene den Weg vom Trachtplatz zum Stand findet, ist eine Frage, die außerhalb des Bereiches meiner Versuche liegt und die ich außerdem deshalb auf sich beruhen lassen kann, als ich mich ganz der Auffassung v. Buttel's anschließe: Auf einen Widerspruch, in den sich Bethe verwickelt hat, möchte ich aber doch aufmerksam machen, da er bisher, soviel ich sehen kann, keine Beachtung gefunden hat, obschon er allein genügt, um die unbekannte Kraft zu Fall zu bringen.

Romanes glaubt, dass das Nachhausefinden der Bienen auf Erinnerungsbildern beruht, weil Bienen aus einem an der Seeküste aufgestellten Bienenstock, nach demselben zurückkehrten, wenn er sie von einem Blumengarten an der Landseite, dagegen nicht, wenn er sie von der See aus fliegen ließ. Der Blumengarten war ihnen bekannt, auf der See hatten sie keine optischen Merkmale. Bethe (1) ließ aus dem Stadtinnern, das ihnen nach seiner Meinung ebenso unbekannt war, wie das Meer, Bienen fliegen, und die fanden den Heimweg. Dieses Resultat gab ihm Veranlassung zur Aufstellung einer unbekannten Kraft, welche die Bienen zur Stelle des Stockes zurückführt. Für das negative Resultat des Romanes'schen Versuches weiß er keine Erklärung. In seiner Erwiderung (3) an Buttel bespricht er einen zweiten, unter ähnlichen Bedingungen wie der von Romanes angestellte, von ihm am Golf von Neapel ausgeführten Versuch; von der See aus aufgelassene Bienen fanden den Rückweg zu ihrem nur 1700—2000 m entfernten Stock nicht. Die unbekannte Kraft lässt also hier völlig im Stich, gerade wie

---

1) Berlepsch, A. v. Die Biene und die Bienenzucht in honigarmen Gegenden. Mühlhausen 1860, S. 175, sagt: „Unter den gewöhnlichen Bienenzüchtern herrscht allgemein der Glaube, es kehre jede Biene selbst auf dem reichst besetzten Stande jedesmal in ihren Stock zurück oder werde, wenn sie in einen fremden gerate, getötet. Beides ist ganz falsch. Wo viele Stöcke nahe beisammen stehen, verfliegen sich die Bienen sehr häufig und werden nur in seltenen Fällen getötet."

Bethe zwar giebt nicht viel auf die Aussagen von Bienenzüchtern, worin er meines Erachtens Recht im allgemeinen hat, aber einem scharfsichtigen Manne, wie v. Berlepsch es war, der seiner Zeit selbständig und kritisch gegen den alten Schlendrian in der Bienenzucht vorging, wird auch er das Vertrauen nicht versagen können, das er dem von ihm citierten Bienenzüchter Dickel entgegenbringt. Wenn Bethe, wie es scheinen will, nur Fachphysiologen für die vorliegenden Fragen für kompetent erachtet, so möchte ich als „imkernder Zoologe" doch betonen, dass spezielle fachphysiologische Kenntnisse zur Behandlung derselben nirgends nötig sind und auch in den Bethe'schen Experimenten nicht zu Tage treten. Die Fähigkeit, Versuche zielbewusst zu ersinnen, gut zu beobachten und die gewonnenen Resultate unbefangen, logisch und kritisch zu verwerten, gehört zum Handwerkszeug jedes Biologen.

bei dem Versuch von Romanes. Jetzt erscheint es Bethe am wahrscheinlichsten, dass die Bienen auf ihrem Wege in der Luft eine chemische Spur zurücklassen — eine Annahme, die er früher (1) S. 78 mit Recht als „absurd“ bezeichnet hat — und er findet es danach „erklärlich, dass die Bienen aus Gegenden, die weit von Stellen entfernt sind, in die normaliter der Flug geht (wie die Seeküste) schlecht oder nicht heimfinden.“

Aus der Stadt also finden sie heim, trotzdem sie nach Bethe's Meinung noch nicht dort gewesen waren, von der See finden sie nicht heim, weil sie noch nicht dort gewesen sind! Das mutet einem auch „wie ein Versteckspielen mit den Thatsachen an“ (3. S. 205).

Die alte Annahme, dass es optische Merkzeichen sind, welche die Biene zum Stand zurückleiten, wird durch die Versuche Bethe's in keiner Weise erschüttert; dass dem Auge auch beim Auffinden des bestimmten Stockes die hauptsächliche[1]) Rolle zufällt, scheinen mir meine Beobachtungen zu beweisen.

Unmittelbar nach der Teilung sehen wir die heimkehrenden Bienen größtenteils nicht den „Ort im Raum“, sondern den alten Stock am neuen Ort auffinden. Da aber ein Teil auch in den neuen Stock am alten Ort einkehrt, so ist ein einheitlich lokalisierter, reflexauslösender Reiz von vornherein auszuschließen, sonst hätten alle den alten Stock oder den alten Platz aufsuchen müssen. Dass auch nicht ein von den Bienen selbst auf dem Wege hinterlassenes „Etwas“ in Betracht kommen kann, ergiebt sich ohne weiteres aus dem Umstand, dass die Mehrzahl da einfliegt, wo sich noch keine Straße hatte bilden können. Der alte Stock am neuen Platz besaß mehr Anziehungskraft als der alte Platz; die, wie es zunächst scheint, von beiden ausgehenden Reize, wirkten mit verschiedener Intensität, nicht nur auf die verschiedenen Individuen, sondern auf dieselben Individuen zu verschiedenen Zeiten, aus dem grünen Kasten abgeflogene Bienen kehrten heimwärts in dem gelben ein und umgekehrt.

Nehmen wir an, es seien Gesichtseindrücke, welche die Bienen nicht nur zum Stand, sondern auch in einen bestimmten Kasten führen, so erklärt sich der Befund in folgender Weise:

Die beiden Stöcke standen unmittelbar nach der Teilung in derselben Entfernung von und in derselben Orientierung zueinander, wie vor derselben (Fig. *A*, *B*). Ein Teil der von der Tracht kommenden Bienen kam auf der alteingefahrenen Flugbahn zum Stand und dem Ort des Flugloches, traf dort Genossen des Volkes und den eigenen Nestgeruch und schlüpfte ein, ohne von dem ver-

1) Zweifellos wird auch der Geruchsinn unter Umständen in Betracht kommen, vielleicht auch das Gehör.

änderten Aeußeren des Stockes selbst Notiz genommen zu haben[1]). Hier hatte also der alte Ort den Ausschlag gegeben. Andere waren durch irgend einen Umstand aus ihrer bis zum Stand rein automatisch innegehaltenen Richtung abgelenkt und zur Verwertung des den Stock selbst betreffenden Erinnerungsbildes veranlasst worden. Die kehrten dann in den ihnen nach Farbe und relativer Stellung zum andern gewohnten Kasten ein. Dass von diesem etwa ausgehender Königinnengeruch anziehend gewirkt habe, ist bei dem wechselnden Verhalten der Bienen wenig wahrscheinlich, namentlich in Hinsicht auf den ersten Maskierungsversuch.

Bei diesem war an den Stöcken nichts weiter geändert, als die Farbe der Vorderwand mittelst der dicht anliegenden Pappeverkleidung. Trotzdem fand hier eine ganz auffallende Stauung im Anfluge statt. Der Volks- und der Königingeruch sind vorläufig wirkungslos. Spielte nicht das Auge bei der Auswahl des Stockes eine hervorragende Rolle, so wäre die Stauung unverständlich. Aber, wird man fragen, warum flogen denn die Bienen nicht, wie am Tage der Teilung, nach dem nun gelb maskierten Stock bezw. die, welche sich inzwischen auf den grünen eingeflogen hatten, nach dem grün maskierten?

Ich glaube, weil die Verhältnisse jetzt doch wesentlich andere waren als damals. Damals bot sich nach der Teilung und Verstellung der Stöcke (Fig. *B*) den ankommenden Bienen im wesentlichen dasselbe Bild wie vorher (Fig. *A*): links der grüne, rechts der gelbe Stock, beide in derselben Stellung zueinender und derselben Entfernung voneinander. Die Bienen verfolgten entweder automatisch ihre Flugbahn und kamen in den grünen Stock, oder sie wurden durch irgend einen Umstand im letzten Moment zur optischen Orientierung veranlasst und gingen in den gelben Kasten. Bei dem Maskierungsversuch schlüpfte ebenfalls ein Teil der Bienen ohne jedes Zaudern ein[2]), andere dagegen, die in ihrer automatischen Bewegung gestört waren, zögerten angesichts des Aussehens ihres Stockes um so mehr, als die veränderte Situation ihnen keinerlei Anhaltspunkt für die Wahl eines der beiden Kästen bot.

Es bestehen bezüglich der Beobachtungsthatsachen bei Maskierung der Stöcke Differenzen zwischen Bethe einerseits, v. Buttel,

1) Verfolgen doch auch wir einen altbekannten, oft zurückgelegten Weg automatisch, wie es namentlich dann besonders deutlich wird, wenn jemand eine lange Zeit inne gehabte Wohnung gewechselt hat und es ihm dann anfangs wohl einmal passiert, dass er sich erst vor der alten Wohnung des Wechsels erinnert.

2) Ich beobachtete dies, wenn ich die Maske recht rasch und ohne Störung vorsetzte im Anfang; hat sich erst ein Schwarm umhersuchender Bienen vor dem Flugloch gebildet, dann werden dadurch auch diejenigen aufgestört, die bis dahin automatisch ihren Weg verfolgt hatten.

vielen anderen Imkern[1]) und mir andererseits, die aber unschwer zu erklären sein dürften.

Dass die Maskierungsversuche Bethe's durch Verändern des Hintergrundes, Ausbreiten farbigen Papiers vor den Stöcken u. s. w. keinen Eindruck auf die Bienen machten, erscheint mir selbstverständlich. Bethe verkleidete aber auch die braune Vorderwand des Stockes selbst mit Blau und den Stock samt dem ihn tragenden Tisch mit grünen Zweigen. Die Bienen flogen „ohne Zaudern geradlinig wie sonst ins Flugloch". Bethe glaubt nun, dieser Versuch beweise, dass das Auge beim Heimfinden keine Rolle spielt. Wenn die Bekleidung des Stockes sich bewegte oder grelle Farben in der Nähe angebracht waren, traten Stockungen ein, aber auch nicht immer. Bethe meint, „es kommt hier nur darauf an, dass der Anflug bei Maskierung normal sein kann[2])!" Ich sollte meinen muss, denn wenn die heimführende Kraft mit der „Photoreception" gar nichts zu thun hat, warum soll dann überhaupt jemals die Maskierung einen Effekt haben können!

Von unserem Standpunkt aus versteht es sich leicht, dass bis zu einem gewissen Grad getriebene Maskierung von den Bienen mit Rücksicht auf die sonst normalen Verhältnisse unbeanstandet bleiben, aber auch das Gegenteil der Fall sein kann; wann das eine, wann das andere statt haben wird, können wir nicht a priori voraussagen, da der Grad der Störung sich unserer Schätzung im allgemeinen völlig entzieht. Wenn Bethe sagt, wem seine Maskierung nicht genüge, der möge sie weiter treiben, so hat er dies ja selbst schon gethan, denn „grelle" Farben hatten ja Stauung zur Folge.

Bethe stellte statt des Stockes einen 9 mal so großen Kistendeckel hin mit 2 Fluglöchern. Die Bienen flogen zu Hunderten durch die Fluglöcher ein und sammelten sich an der anderen Seite. Das besagt für die Frage, ob das Aussehen des Stockes gleichgültig ist oder nicht, gar nichts. Zerstört man ein Wespennest oder auch vernichtet man die Brutstätte eines Vogelpaares, so suchen die Tiere oft noch tagelang nach ihrem alten Heim, an das nichts mehr erinnert als die Umgebung. Ja der verständige Mensch, den ein Brand oder Erdbeben obdachlos gemacht hat, benimmt er sich unter Umständen nicht ähnlich? Was ist daraus zu folgern?

---

1) So ist nach v. Berlepsch Vorsicht nötig, wenn man von einer Bente einen Treibling gemacht hat und dieser in einen Kasten von anderer Farbe kommt. „Selbst die bloße verschiedene Farbe macht die Bienen stutzig." Stammt z. B. der Treibling aus einem roten Kasten und kommt in eine grüne Beute, so hefte man an diese ein rotes Blatt Papier vor.

2) Pferde, Rinder etc. rennen häufig in den brennenden und so doch sicher genug „maskierten" Stall zurück. Wer wird daraus schließen wollen, dass bei ihnen das Heimfinden sonst mit „Photoreception" nichts zu thun habe?

Noch einige Versuche, welche ich anstellte, scheinen mir die Fähigkeit der Bienen zu lernen darzuthun.

Am 17. Juli 9^{20} vorm. wurde der gelbe Stock um 73 cm nach rückwärts verschoben; die Bienen flogen nach wie vor ohne Zaudern ein, ohne von der Verschiebung Notiz zu nehmen. Die durch die Aufstellung des Stockes bedingte Art des Anfluges erklärt, glaube ich, diesen etwas auffallenden Befund. Ursprünglich stand der Stock mit seiner Vorderseite nur 20 cm von dem 90 cm hohen Eisenzaun entfernt. Die Höhe des Flugloches über dem Boden betrug 45 cm, die Entfernung von ihm bis zum oberen Rand des durch eine horizontale Stange abgeschlossenen Zaunes ebensoviel. Die Bienen, schräg von oben kommend, biegen kurz vor dem Zaune in stumpfem Winkel ab, um zwischen den Stäben des Gitters durch in annähernd wagerechter Richtung das Flugloch zu erreichen. Nach der Rückwärtsverschiebung behielten sie die Form der Flugbahn bei und sie brauchten nur den horizontalen Teil derselben um 73 cm zu verlängern, um in das Flugloch zu gelangen. Wäre der Zaun nicht gewesen, hätte eine einfache Verlängerung der jetzt anders gestalteten Flugbahn nicht zum Ziele geführt und ein Suchen an der früheren Stelle des Flugloches wäre wahrscheinlich die Folge gewesen.

Nach 5 Minuten, um 9^{25} vorm., wurde der Stock um weitere 77 cm verschoben, so dass das Flugloch jetzt um 1,50 m von der alten Stelle entfernt war. Während einzelne von Tracht kommende behöselte Bienen auch jetzt noch ohne zu stutzen den Eingang fanden, staute sich die Mehrzahl vor dem Zaun etwa da, wo die Umbiegungsstelle der normalen Flugbahn lag, und beschrieb von hier Kreise in der Luft und zwar in verschiedenen Höhen, nicht nur in der des Flugloches vom Boden. Nach längerem oder kürzerem Suchen fanden sie aber doch den Stock, so dass An- und Abflug an demselben auf die Dauer keine Unterbrechung erlitt. Um 12 mitt. war nur noch wenig, um 3 nachm. überhaupt nichts mehr von jener Stauung wahrzunehmen, auch flogen die Bienen jetzt größtenteils über den Zaun auf dem direktesten Wege ein. Sie hatten sich also in kurzer Zeit der veränderten Stellung anbequemt. Als nun der Stock auf einmal um 1,50 m vorgerückt wurde, flogen die Bienen sofort wieder, als ob nichts geschehen wäre, in der altgewohnten Weise durch die Zaunlücken. Die Wiederanpassung an den hergebrachten Zustand vollzog sich also momentan, wie dies auch bei der Entfernung der Maske am 17. Juli zu beobachten gewesen war.

In beiden Fällen benahmen sich die Bienen absolut nicht anders, als wie es zu erwarten wäre von Wesen, die sich durch Gesichtswahrnehmungen leiten lassen und ihre Handlungen den Umständen entsprechend zu modifizieren, zu lernen vermögen.

Der Versuch Bethe's, bei dem die Bienen nach Wegschlagen einer vor dem Stocke stehenden Platane sofort durch die entstandene Lücke flogen, gehört ebenfalls hierher.

Auch die Drehversuche Bethe's sprechen dafür, dass die Bienen beim Aufsuchen des Flugloches durch den Gesichtssinn geleitet werden. Dass der vom Flugloch ausgehende Nestgeruch keine führende Rolle spielt, hat Bethe schon selbst auseinandergesetzt.

Bethe drehte zuerst den Stock plötzlich um 90°. Die Bienen finden das Flugloch nicht, sondern suchen es an der alten Stelle. Bei einer Drehung um 90° innerhalb einer Viertelstunde folgen die Bienen anfangs gut bis 30°, bei 45° sucht die Mehrzahl erst einige Zeit ehe sie hineinfindet, und bei 90° finden zwar noch einzelne teils fliegend, teils auf dem Flugbrett laufend den Eingang, die Mehrzahl aber sucht an der alten Stelle.

Bei einer Drehgeschwindigkeit von 20 Minuten ist das Resultat in der Hauptsache das Gleiche. Bei 135° Drehungswinkel findet kein Tier mehr das Flugloch. Ein Mitwandern der Bienenstraße bis zu einem gewissen Grade der Drehung ist zweifellos, etwa bis 35—45°, aber bei keiner Verlangsamung der Rotation, selbst nicht einer solchen um 90° in 45 Minuten, ging die Straße weiter als bis 45—50° mit.

Mir scheint, dass es innerhalb der bei den Versuchen angewandten, eine Eingewöhnung ausschließenden kurzen Fristen einerlei ist, ob rasch oder langsam rotiert wird. Für die ankommenden Bienen ist die Stellung des Stockes in ihrer Abwesenheit verändert worden; das Maß der Veränderung kann nicht durch die in der Zeiteinheit erreichte Winkelgröße ausgedrückt werden, da wir die „Bienenstraße“ nicht als eine physiologische Einheit auffassen dürfen, sondern es ist für jede einzelne Biene, die zu einer bestimmten Zeit eintrifft, ein anderes: klein, bei rascher Drehung, aber kurzer Abwesenheit der Biene, sowie bei langsamer Drehung und längerer Abwesenheit, und groß in den entsprechenden anderen Fällen. Praktisch kommt daher überhaupt nur der Drehungswinkel in Betracht. Wie der Versuch zeigt, wird das Flugloch bei 45° Drehung leicht gefunden: das ist das „Mitwandern der Bienenstraße“, die ja doch nichts anderes ist, als die Gesamtheit der gleichzeitig in derselben Richtung dem Stocke zustrebenden Bienenindividuen; schwierig und noch von einzelnen Bienen im Flug wird es bei Drehung über 45° gefunden: „das Zurückbleiben der Bienenstraße.“

Wurde der Stock schnell in die alte Stellung zurückgebracht, so flogen die Bienen sofort wieder direkt und geradlinig ein; blieb er aber 4—5 Stunden in einer Winkelstellung von 45° und wurde dann schnell zurückgedreht, so flogen die Bienen noch eine Zeit lang (etwa 1—1½ Stunden) zunächst auf die Südostecke des Stockes los, um dann plötzlich nach rechts zum Flugloch umzubiegen. Sie

verfolgten also die Bahn, die sich in den fünf Stunden ausgebildet hatte.

Das Verfolgen des nun falschen Weges beweist mir nur, dass die Bienen sich an die neue Stellung angepasst, dass sie gelernt hatten. Dass sie ihn noch eine Zeit lang einhielten, als er schon nicht mehr zum Flugloch führte, spricht durchaus nicht gegen ihre Orientierung durch das Auge, ebensowenig wie das Benehmen der Bienen, welche nach der Teilung und Verstellung des gelben Stockes in den an seine Stelle gesetzten grünen einflogen und derjenigen, welche bei den Maskierungsversuchen von der Maske keine Notiz nahmen; sie verfolgten eben den gewohnten Weg bis zur Stelle des Flugloches, ohne den Kasten selbst zu beachten, nur geleitet von den Wegzeichen. Erst als sie es da nicht fanden, bestimmte sie das Erinnerungsbild des Kastens, es anderswo zu suchen.

Bei einer plötzlichen Rückwärtsverschiebung des Stockes um 2 m sammelten sich nach Bethe die Bienen in einer Wolke an der alten Stelle, nur wenige flogen noch direkt hinein. Wurde er ganz langsam, im Laufe von einer Stunde oder noch längerer (wie langer?) Zeit zurückgeschoben, so bot sich dasselbe Bild wie bei plötzlicher Verschiebung.

Natürlich, denn für die ankommenden Bienen kommt nur der Betrag der Verschiebung in Betracht, der bei ihrer Rückkehr erreicht ist; von einem Einfliegen in die neue Stellung kann ja bei der kurzen Dauer des Versuchs keine Rede sein.

Besonders beweisend für die Orientierung der Bienen durch den Gesichtssinn scheint mir noch eine andere Beobachtung Bethe's zu sein. Bei langsamer Rotation stellte sich die Bienenstraße in 45° ein und blieb in dieser Lage, bis der Stock zur 135°-Stellung gedreht war, ging dann aber bei der Annäherung an 180° zur normalen Lage zurück. Bethe meint, dass der Chemotropismus mitspiele, indem an der nur durch einen Deckel verschlossenen Hinterseite beinahe ebensoviel Neststoff entströmte, wie durch das Flugloch auf der Vorderseite. Warum Bethe nicht durch hermetischen Abschluss des Deckels mittels Verkitten die Frage entschieden hat, ist nicht einzusehen. Nun ist aber ferner zu beachten, dass der Bienenkasten, was den Umriss anbelangt (er war nach der Abbildung länglich viereckig), auf der Rückseite der Vorderseite gleicht, ein Umstand, der allein schon die Bienen veranlassen konnte, den Anflug wieder direkt auf die vermeintliche Front des Kastens zu richten.

In dieser Auffassung bestärkte mich das Resultat eines Versuches vom 9. Juni dieses Jahres.

Der gelbe Kasten wurde während lebhafter Tracht auf einmal auf seinem Postament um 45° gedreht. Die Bienen fanden das Flugloch ohne weiteres. Dann wurde weiter um 45°, also im

ganzen um 90° gedreht, so dass jetzt die Seitenwand des Kastens die Front bildete. Sofort richteten die Bienen ihren Anflug auf diese Seitenwand und zwar nach der Stelle, wo in der Vorderwand das Flugloch sich befunden hätte. Dort flogen sie an, fanden keinen Eingang und liefen nun um die Ecke herum nach der eigentlichen Vorderwand und dort in das Flugloch.

Die Art des Anfluges, das Stutzen erst im Moment, als sie sich niederließen und das Flugloch nicht an der gewohnten Stelle fanden, ließ für den Beobachter gar keinen Zweifel, dass die Bienen nun die nach vorn gerichtete Seitenwand für die Frontseite hielten.

Beide Wände unterscheiden sich auch in dem Aussehen nicht erheblich, der Anstrich ist genau derselbe, nur ist die Seitenwand um 13 cm schmäler (40 statt 53) und entbehrt des Flugloches. Bei der 45°-Stellung war der Anflug selbst modifiziert und richtete sich direkt auf das Flugloch, bei 90° war er nicht verändert, sondern, wie bei der normalen Stellung senkrecht auf die nunmehrige Vorderwand gerichtet. Alles also ganz so, wie es von Tieren zu erwarten stand, die von ihrem Gesichtssinn geleitet und unter Umständen auch irre geführt werden.

Wäre der „Ort im Raum“ Sitz einer geheimnisvollen Kraft, warum flogen dann bei der 45°-Stellung die Bienen unbekümmert um ihn nach dem Flugloch, ginge aber von diesem die Anziehungskraft aus, wie käme es, dass sie bei weiterer Drehung um 45° versagte, da sie doch bei Rückwärtsverschiebung auf viel größere Entfernungen als die durch die Drehung bedingte, wirksam bliebe. Dass die Bienen am Kasten herumlaufend das Flugloch fanden, ist leicht durch den von ihm ausströmenden Nestgeruch, der ja an guten Trachttagen auch für uns Schritte weit wahrnehmbar ist, zu erklären.

Nach allem scheint es mir, dass auf jeden Fall die führende Rolle bei der Heimkehr in den Stock dem Gesichtssinne zufällt; eine „unbekannte Kraft“, von der Bethe nicht einmal angeben kann, wo sie ihren Sitz hat, geschweige denn wie sie wirkt, erklärt nicht nur nichts, sondern führt in Widersprüche.

Litteratur.

1. Bethe: Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiologie. 70. Bd., 1898.
2. Buttel-Reepen, v.: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Centralblatt, 20. Bd., 1900.
3. Bethe: Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen. Biol. Centralbl., 22. Bd., 1902.
4. Buttel-Reepen, v.: Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates. Biol. Centralbl., 23. Bd., 1903.

Nachtrag.

Kurz nachdem vorstehender Aufsatz geschrieben war, spielte sich ein kleines Vorkommnis ab, das ja für den Imker nichts Ueberraschendes hat, für weitere Kreise aber wegen der daraus sich ergebenden Schlüsse einiges Interesse haben dürfte.

Am 3. Juli d. J. gegen 7 Uhr abends wurde mir mitgeteilt, dass man das Esszimmer meiner Wohnung nicht betreten könne, da in demselben Hunderte von Bienen herumschwärmten.

Und so war es in der That. Im ersten Augenblick hätte man meinen können, ein Schwarm sei durch das offene Fenster hereingekommen, so groß war die Masse der Bienen. Auf einem kleinen Tischchen, etwa 3 m vom Fenster entfernt, hatte etwas Wabenhonig offen in einem Teller gelegen. Teller und Tischchen waren schwarz von Bienen, der Verkehr zum offenen Fenster herein und hinaus war wie am Flugloch eines starken Volkes. Die Zahl der Bienen betrug mehrere Hundert[1]). Ich schüttete sofort die schon völlig leer geraubten Wabenreste samt den daraufsitzenden Bienen zum Fenster hinaus und brachte Tischdecke und Teller aus dem Zimmer. Trotzdem kamen fortwährend noch Bienen herein und suchten auf dem leeren Tischchen und an der benachbarten Wand herum. Nun wurde auch der Tisch weggestellt, aber im Zimmer belassen. Doch nach wie vor kamen neue Honigdiebe zum Fenster herein und suchten an der Stelle im Raum, wo der Tisch gestanden hatte, diesen selbst, der nur etwa 3 m weit weggerückt war, ließen sie aber unbeachtet.

Durch Zusammenkehren und Hinauswerfen, starke Rauchentwickelung und Schließen des Fensters hatte ich etwa bis 8 Uhr das Zimmer so weit gesäubert, dass auch der nicht imkernde Teil meiner Familie sich hereinwagte.

Was ich vorausgesehen, trat andern morgens ein. Das Mädchen, welches das Zimmer in der Frühe säubert und lüftet, meldete mir um $^1/_2$7 Uhr, dass der Zauber vom vorhergehenden Abend sich wiederhole. Als ich ins Zimmer trat, sah ich schon wieder Dutzende von Bienen schnurgerade zum Fenster herein nach der betreffenden Stelle fliegen, obwohl seit 12 Stunden dort nichts mehr zu holen war. Während des ganzen Tages wiederholte sich der Vorgang bei jedem Versuch, das Fenster offen zu halten.

Alle hereingelangten Bienen suchten eifrig an der Stelle, wo das Tischchen gestanden hatte, ließen sich dann an der Wand nieder, dort kleine Klümpchen und Gruppen bildend. Dabei betasteten sie sich gegenseitig eifrig mit den Fühlern, einzelne fütterten

---

1) Im Frühjahr und Herbst übt Honig immer eine derartige Anziehungskraft aus. Dass hier schon am 3. Juli, erklärt sich aus dem Umstand, dass wir hier ausschließlich Frühtracht haben, die mit der Heuernte vorbei ist.

auch ihre Genossen mit weit vorgestreckter Zunge. Erst die einbrechende Dunkelheit machte dem Treiben ein Ende.

Am 5. um 7 Uhr vorm., also nach 36 Stunden, kamen nach Oeffnen des Fensters immer noch Bienen, allerdings minder zahlreich, und ihre Zahl schmolz im Laufe dieses und des folgenden Tages mehr und mehr zusammen; erst am 7. hatte der Anflug ganz aufgehört. Amüsant war es zu sehen, wie diese letzten, ausdauerndsten Spürer sich benahmen. Nicht, dass sie sich lange mit Suchen aufhielten, wie in der ersten Zeit, sie kamen herein, beschrieben nur im Flug eine Schleife über der bewussten Stelle und verschwanden wieder, ohne sich gesetzt zu haben. Sie machten es, um einen anthropomorphistischen Vergleich zu gebrauchen, wie wenn wir, ohne Aussicht auf Erfolg, eben mal nach etwas sehen, weil wir doch gerade in der Nähe vorbeikommen.

Was lässt sich nun aus diesem Vorkommnis schließen?

1. Dass die Biene ein Mitteilungsvermögen besitzt.

Schon Tage lang hatte der Honig bei geöffnetem Fenster im Zimmer gestanden, ohne Bienen anzuziehen, was bei der hohen Lage des Zimmers in der vierten Etage, und der Richtung der Fenster nach Nordost, nicht Wunder nehmen kann. Ihr plötzliches Auftreten zu Hunderten kann nur durch die Annahme erklärt werden, dass eine einzelne Biene sich zufällig in die Nähe des Fensters verirrte und, durch den Geruch geleitet, die Honigquelle fand, von der sie dann ihren Nestgenossen Mitteilung machte. Auf welche Art, ist eine Frage für sich. Aber lediglich auf einen Nachahmungstrieb lässt sich das Verhalten der übrigen Bienen nicht zurückführen, denn welche Konsequenzen würde die Annahme nach sich ziehen, dass einer mit gefülltem Honigmagen heimgekehrten Biene sich ohne weiteres beim nächsten Ausflug Hunderte anderer anschlössen?

2. Dass die Bienen ein Gedächtnis besitzen, denn während mehrerer Tage haftete noch der einmal erhaltene Eindruck und veranlasste sie, wieder und wieder zu kommen, trotzdem die Reizquelle selbst schon lange nicht mehr vorhanden war. Allerdings braucht ein solches „Gedächtnis" durchaus nicht psychischer Qualität zu sein. Ein Nachklingen des einmal erhaltenen reflexauslösenden Reizes würde sich ebenso äußern, und die Verschiedenheit im Suchen anfangs und später könnte man durch das allmähliche Abklingen desselben erklären. Sein gänzliches Erlöschen giebt einen ausreichenden Grund für das schließliche Wegbleiben auch der Hartnäckigsten ab. Ein „Lernen" als „eine sinnliche Erfahrung, durch die neue Vorstellungs- und Empfindungsassociationen unmittelbar gebildet werden" (Wasmann) braucht hier nicht in Betracht zu kommen.

3. Dass sie durch das Gesicht sich im Zimmer orientierten;

sie suchten immer an der richtigen Stelle, obschon jede Geruchsspur daselbst entfernt war. Eine solche hätte ja jetzt nur noch am Tischchen haften können, dieses aber, abseits stehend, blieb unbeachtet. Nur der durch die Umgebung bestimmte Ort im Raum bildete das direkte Ziel der neu Angekommenen. [71]

Bemerkungen zu Herrn Dr. Petersen's Aufsatz: Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung.

(Biol. Centralbl. XXIII, S. 468.)

Von Dr. Karl Jordan, Kustos am Zoologischen Museum in Tring, England.

Der Herr Verfasser hat die Litteratur ungenügend benutzt und giebt daher den Lesern des Biologischen Centralblattes ein unrichtiges Bild von dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse der in dem Aufsatze behandelten Fragen.

I. Die als neu hingestellten morphologischen Thatsachen sind schon bekannt. Wenn der Herr Verfasser sagt, „dass alle Untersuchungen bisher nur die äußeren männlichen Sexualorgane behandelt und dabei stillschweigend vorausgesetzt haben, dass dem oft wunderbar komplizierten Kopulationsorgan des Männchens auch immer ein besonderer Bau desselben beim Weibchen entspricht", so hat er übersehen, dass in der von ihm gegen Schluss seines Aufsatzes citierten Arbeit „Mechanical Selection" Seite 490—497 und Taf. XIX[1]) den weiblichen Kopulationsorganen gewidmet sind und dass ich auf S. 460 sage: „Soweit wir wissen, haben die Systematiker, was Lepidopteren anbetrifft, nur von der männlichen Genitalarmatur Gebrauch für diagnostische Zwecke gemacht. Wir fanden bald, dass die Morphologie des Abdomens der Weibchen, einschließlich der Vaginalarmatur, dem Systematiker ausgezeichnete generische Charaktere giebt und dass das Detail der Struktur vom höchsten taxonomischen Werte für die Abgrenzung der Spezies ist".

Die Kopulationsorgane beider Geschlechter von *Charaxes* und Verwandten sind in unserer Monographie dieser Gruppe von Tagfaltern besprochen[2]).

Wenn der Verfasser ferner mitteilt, dass er „in einer eben dem Drucke übergebenen Arbeit den Beweis zu liefern glaubt, dass jede Schmetterlingsart durch die Sexualorgane dermaßen wohl charakterisiert ist, dass man sie nach der Bildung dieser Organe mit Sicherheit erkennen kann . . . dass jede Art nach dem Abdomen allein mit voller Präzision bestimmt werden kann, und zwar nicht

---

1) Nov. Zool. III. 1896.

2) Nov. Zool. V. 1898. — In dem im April 1903 erschienenen Werke: Rothschild und Jordan, A Revision of the Lepidopterous Family *Sphingidae* sind von den 67 Tafeln $8^1/_2$ den weiblichen Kopulationsorganen gewidmet.

nur das Männchen, sondern auch das Weibchen", so wiederholt er in Wirklichkeit nur, was ich in „Mechanical Selection" S. 519 sagte: „Da unsere Untersuchungen, von denen wir nur einen Teil in dieser Arbeit niederlegen, sich auf eine große Menge Arten aus verschiedenen Gruppen von *Papilio* und anderen Lepidopteren beziehen, so können wir mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass die Weibchen jeder Spezies, ebenso wie die Männchen, in der Sexualarmatur von den Weibchen jeder anderen Art verschieden sind." Die Bestätigung, welche mein Ausspruch durch Herrn Petersen's Untersuchungen erfährt, ändert jedoch nichts an der Thatsache, dass der Ausspruch in dieser Allgemeinheit nicht zutreffend ist. Es lässt sich zwar der bei weitem größere Teil der Lepidopteren-Arten an den Kopulationsorganen erkennen, aber es giebt auch viele Arten und selbst Genera, welche in der Genitalarmatur nicht voneinander zu unterscheiden sind [1]). Andererseits habe ich in den angegebenen Arbeiten gezeigt, dass die Kopulationsorgane vielfach charakteristisch für Genera und Gruppen von Genera, ja selbst ganze Unterfamilien sind, und dass die Stellung einer Art im natürlichen System oft ohne weiteres an jenen Organen erkannt werden kann.

II. Die Schlüsse, welche der Verfasser aus seinen Arbeiten zieht, sind gleichfalls wesentlich eine Wiederholung von Hypothesen, die schon von anderer Seite behandelt wurden. Zur Begründung der Annahme von der Entstehung einer neuen Art durch physiologische Isolierung ohne lokale Trennung bringt Herr Petersen drei Punkte vor:

1. Variation in den Maßverhältnissen der Kopulationsorgane;
2. Feinheit des Geruchsinns und Verschiedenheit der Duftstoffe der Arten, sowie Variation des Duftstoffes infolge der Annahme einer neuen Nährpflanze von Seiten der Raupe;
3. Variation der Spermatozoen und der Mikropyle.

Die auffällige Uebereinstimmung von Herrn Petersen's Ansichten mit denen früherer Autoren wird aus folgender Darlegung klar werden:

Dahl, in Zool. Anz. 1889, S. 262, sagt, es lasse sich zeigen, dass eine Trennung von Arten an einem Orte überhaupt nicht möglich ist, wenn sich nicht gleichzeitig mit den trennenden Eigenschaften entweder eine Abneigung gegen die Kreuzung oder Unfruchtbarkeit zwischen den abweichenden Formen oder beides zusammen entwickele. Dahl führt als erläuterndes Beispiel zwei Schmetterlinge an: „Die Raupen . . . passten sich an verschiedene Pflanzenarten an, d. h. ihre Verdauungswerkzeuge nahmen eine Beschaffenheit an, dass jene Pflanzenarten von ihnen am voll-

1) Nov. Zool. IX. Suppl. 1903.

kommensten ausgenutzt werden konnten. Mit der Beschaffenheit der Verdauungswerkzeuge hing vielleicht indirekt eine etwas verschiedene gelbe Farbe beim ausgebildeten Schmetterlinge zusammen, und daran konnte die Vorliebe anknüpfen." — Setzen wir Duft für Farbe, so haben wir Petersen's Punkt 2. Uebrigens spricht Standfuss (Handbuch, 1896, S. 230) über das Variieren des spezifischen Duftes bei Schmetterlingen.

Eimer, in Artbild. u. Verwandtsch. b. Schmett. II, 1889, S. 14, behandelt „die Entstehung von Arten mitten im Verbreitungsgebiete der Stammform durch korrelative Befruchtungsverhinderung oder Kyesamechanie."

Nach Eimer können neue Eigenschaften des Körpers korrelativ Samen und Ei derart beeinflussen, dass sie entweder durch morphologische oder aber durch physikalisch-chemische Veränderung derselben eine erfolgreiche Begattung zwischen einer neuen Form und der Stammform unmöglich machen, so dass die Varietät so vollkommen von der Stammform getrennt ist, „als ob sie auf einer Insel isoliert wäre."

Unter Bezugnahme auf Eimer und Standfuss wies ich in Mechanical Selection, wo auch Dufour's Ausspruch: L'armure copulatrice etc. citiert ist, auf die Möglichkeit des Vorhandenseins einer ebenso großen Variabilität innerhalb der Art in Sperma, Ei und Mikropyle hin, wie ich sie bei den Kopulationsorganen nachgewiesen hatte.

Am ausführlichsten ist die physiologische Variation von Romanes behandelt, unter dem Titel: „Physiological Selection; an Additional Suggestion on the Origin of Spezies." — Romanes sagt auf S. 352 etwa folgendes[1]):

Wenn die Fortpflanzungsorgane in der Weise variieren, dass die Individuen einer Varietät untereinander fruchtbar, aber mit der Stammform zu einem gewissen Grade unfruchtbar sind, so wird die neue Form mit größerer Sicherheit erhalten bleiben, als irgend eine andere Varietät. Zwischen der Varietät und der Stammform ist eine Barriere entstanden, welche ebenso wirksam ist als ein tausend Meilen breiter Ozean; der Unterschied ist nur der, dass die Barriere nicht geographisch, sondern physiologisch ist. Die beiden physiologisch getrennten Sektionen der Art können sich unabhängig entwickeln, auch wenn sie in demselben Gebiete leben, und der morphologische Unterschied zwischen der Varietät und Stammfnrm wird zunehmen, bis die Varietät zu einer echten Spezies wird.

Folgende Stelle aus Herrn Petersen's Aufsatz hat Romanes fast wörtlich vorweggenommen: „Es würde sich also jetzt um die Frage

1) Journ. Linnean Soc. Lond. XIX. 1886.

handeln, ob diese erbliche Variante der Generationsorgane nachträglich entstanden sei, d. h. nachdem sich die Formengruppe durch sonstige morphologische Charaktere von der Stammart abgezweigt hatte, oder ob sie vorher, resp. gleichzeitig eingetreten."

Vergleiche damit Romanes: „Es bleibt noch die Frage übrig, ob die besondere Veränderung in dem Reproduktivsystem, welche zu all diesen Fällen von gegenseitiger Sterilität führte, vor oder nach der Veränderung in anderen Teilen des Organismus stattfand.

Vernon, in Natural Science XI. S. 181, 1897, entwickelte unter dem Titel: „Reproductive Divergence" die Hypothese, dass ohne lokale Trennung sich eine Art in zwei spalten könne, wenn die einander in irgend einem Charakter ähnlichen Individuen untereinander fruchtbarer wären, als mit den weniger ähnlichen Exemplaren. Ich habe die mathematische Begründung der Hypothese in Natural Science XI. und XII. zurückgewiesen.

Da Herr Petersen keinen dieser Autoren citiert, so ist anzunehmen, dass keiner von ihnen Gevatter bei der „Physiologischen Isolation" gestanden hat. Im übrigen ist „Physiologische Isolation" als Ursache der Artenentstehung unbegründet gelassen. Der Herr Verfasser begnügt sich, ähnlich wie Dahl, l. c., mit dem bekannten Circulus Vitiosus. Seine Theorie soll erklären, wie Arten entstehen, und die Erklärung ist diese:

1. „Es sondert sich durch korrelative Variation eine Gruppe von Individuen derart von der Hauptmasse, dass eine geschlechtliche Vermischung mit der Stammform unmöglich, dabei aber zwischen Individuen derselben Gruppe doch noch möglich ist."

2. „Treten vergesellschaftet mit einer solchen Variante der Generationsorgane zugleich andere Charaktere auf, die morphologisch die neue Gruppe von der Stammform trennen, so haben wir eine bona species . . ."

Das heißt nichts anderes, als dass eine Art sich in zwei Arten gespaltet hat, weil ein Teil der Individuen zu einer zweiten Art geworden ist. Die Erklärung ist irisch.

Die zu beantwortende Frage lautet: Wie ist es möglich, dass eine Gruppe von Individuen einer Art so verschieden von den übrigen Individuen werden kann, dass die in sich fruchtbare Gruppe sich nicht mit der Stammart geschlechtlich vermischt und daher erhalten bleibt?

Ich bin der Lösung der Frage in „Mechanical Selection" und anderen Schriften näher getreten, indem ich gezeigt habe:

1. dass die Kopulationsorgane der Schmetterlinge in beiden Geschlechtern individuell variieren;

2. dass die in Farbe, Flügelschnitt etc. verschiedenen Formen individuell oder zeitlich di- oder polymorpher Arten in den Kopulationsorganen nicht voneinander abweichen (eine Thatsache von

der größten Wichtigkeit auch in der Systematik, da sie das einzige Mittel außer der direkten Zucht angiebt, durch welche die artliche Zusammengehörigkeit vieler Zeitformen und der Weibchen polymorpher Arten nachgewiesen werden kann, z. B. in *Papilio dardanus* (= *merope*) und in *Precis*);

3. dass mehr oder weniger konstante Unterschiede in den Geschlechtsorganen sich innerhalb einer Art vergesellschaftet finden mit Unterschieden in der Farbe, Zeichnung etc., nur in geographisch getrennten Individuengruppen;

4. dass die geographischen Unterschiede in den Kopulationsorganen gering oder groß, konstant oder nicht konstant sind, und die geographisch getrennten konstanten Extreme häufig durch Uebergänge in den zwischenliegenden Gegenden verbunden sind.

Aus diesen Thatsachen habe ich in „Mechanical Selection" den Schluss gezogen, dass die Unterschiede in den Kopulationsorganen der nicht räumlich getrennten Spezies auch ihren Anfang in geographischer Variation genommen haben. Die geographische Variation ist die Grundlage der Speziesbildung, und sie allein giebt uns für die gegenseitige Sterilität der Arten die Erklärung, nach welcher man seit Darwin vergeblich gesucht hat. Die örtliche Trennung allein ermöglicht eine allmähliche Sonderentwickelung in morphologischer und physiologischer Hinsicht, da sie die unter anderen Lebensbedingungen entstehende und nach und nach konstant werdende Varietät vor dem Verschmelzen mit Stammform und Schwestervarietäten bewahrt und es dadurch möglich macht, dass die anfangs kleinen, unwichtigen und nicht konstanten Unterschiede in den Geschlechtsorganen und anderen Körperteilen durch Akkumulation so groß werden, dass eine Verschmelzung nicht mehr eintreten kann. [76]

Ueber Singvögeleier.

Fünf weiße Eier eines Fliegenschnäppers wurden am 11. Mai an den Dachbalken einer Villa in Naunhof, Schlossgasse 142 b gefunden und zwei Stück zum Studium herausgenommen. Das eine Ei α) wog 2,4250 g, das zweite β) = 2,660 g. Die Eier sanken bald nach Entlassen der eingeschlossenen Gase in H_2O unter. Gekocht wog α) = 2,454 g, β) = 2,649 g.

Ein Ei war nicht weichgekocht, das zweite enthielt

0,3920 g Dotter,
0,8790 g Eiweiß,
0,2160 g Schale.

Dr. R. W. Bauer. [66]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

**Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.**

XXIII. Bd. 1. Oktober 1903. № 20.

Descendenztheoretische Streitfragen,

eine Rechtfertigung meiner Kritik der Schrift von Prof. Jaekel „Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung“

von Prof. L. Plate, Berlin.

In der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ (1902, Nr. 9, p. 101—103) habe ich, einer Aufforderung der Redaktion entsprechend, eine Kritik der jüngsten descendenztheoretischen Schrift von Prof. O. Jaekel[1]) veröffentlicht, welche in dem Satze gipfelte: „Der Wert der Jaekel'schen Schrift besteht meines Erachtens nicht in den theoretischen Auseinandersetzungen, sondern darin, dass sie an einer Anzahl schöner paläontologischer Reihen die Richtigkeit der Descendenzlehre erhärtet.“ Diese Kritik scheint Jaekel auf das Aeußerste erbittert zu haben, denn er hat in derselben Zeitschrift[2]) eine Erwiderung publiziert, in der mir die schwersten Vorwürfe gemacht werden, die man einem Referenten und Kritiker wohl machen kann. Mir sollen „zahlreiche, inhaltlich kaum zu erschöpfende Missverständnisse“ passiert sein, das erste Kapitel über

---

1) Jaekel, O. Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. 60 S., 28 Textfig. Verhandl. des V. internationalen Zoologenkongresses zu Berlin, 1901. Jena, G. Fischer, 1902. Auch separat erschienen. (Die von mir citierten Seitenzahlen beziehen sich auf das Separatum.)

2) Jaekel, O. Erwiderung auf Herrn Plate's Kritik meines Aufsatzes über Descendenz. Naturw. Wochenschr., N. F., II, p. 234—35.

die Bildung der Arten soll ich mit „Abneigung“ und wenig Interesse gelesen haben und „mangelhaft“ in dasselbe eingedrungen sein; ich werde beschuldigt, die Jaekel’schen Resultate „unbedenklich auf den Kopf“ gestellt, „ganz unsinnige Vergleichsvorstellungen“ gebraucht zu haben und er legt mir „die uneingeschränkte Bewertung eigener oberflächlichster Eindrücke“ zur Last; weiter brandmarkt er mich als „krassen Selektionisten“ und meint, „Plate scheint eben jede Thatsache für falsch gedeutet oder unwichtig zu halten, die nicht unentwegt im Sinne der exklusiven Selektionstheorie verwertet ist“ und setzt seinen Anschuldigungen die Krone damit auf, dass er behauptet, ich hätte ihm den „dringenden Rat“ gegeben, den Ausdruck „Diagenese“ fallen zu lassen und dafür Eimer’s „Orthogenese“ zu brauchen; da ich Jaekel’s unrichtige Auffassung der Eimer’schen Orthogenese getadelt habe, muss der Leser der Jaekel’schen Erwiderung den Eindruck gewinnen, ich hätte unredlich gehandelt, indem ich Jaekel jenen Rat gegen meine Ueberzeugung gab. Da ich schon mehrfach descendenztheoretische Arbeiten kritisch besprochen habe und dieses auch in Zukunft zu thun gedenke, so wäre es eine übelangebrachte Gutmütigkeit, wollte ich diese schweren Anschuldigungen von Jaekel einfach ignorieren. Ich werde daher im folgenden die Jaekel’sche Arbeit ganz ausführlich, Punkt für Punkt, durchnehmen und zeigen, dass ihr Autor eine Fülle verfehlter oder ganz ungenügend bewiesener Behauptungen aufstellt, dabei ein ungewöhnliches Maß von Unkenntnis der einschlägigen Litteratur verrät, schwierige Probleme in der ungenügendsten Weise mit ein paar nichtssagenden Sätzen abthut und durch Aufstellung nutzloser Fremdworte den Anschein erweckt, als ob durch sie ein wirklicher Fortschritt in unserer Erkenntnis phylogenetischer Prozesse erzielt wäre. Die Fachgenossen mögen hieraus entnehmen, dass meine erste Kritik eher zu milde als zu scharf ausgefallen ist und dass jedes Wort in ihr wohlerwogen war. Es handelt sich in diesem Falle nicht um „Missverständnisse“, sondern um klare Gegensätze in der Beurteilung wissenschaftlicher Fragen, und es wird sich zu zeigen haben, wer von uns beiden seine Ueberzeugung besser zu begründen vermag. Wenn Jaekel mir vorwirft, dass ich jede phylogenetische Spekulation vom Standpunkte des „krassen Selektionisten“ aus beurteile, so bekundet er hiermit nur seine Litteraturunkenntnis. Ich habe mit derselben Wärme den Lamarckismus verteidigt wie den Darwinismus, bin ausführlich für Orthogenese eingetreten, habe lang und breit die Gründe auseinandergesetzt, welche gegen die Wahrscheinlichkeit der Weismann’schen Vererbungslehre sprechen, und habe zu zeigen versucht, dass sich die inneren Anpassungen nicht durch den Roux’schen „Kampf der Teile im Organismus“ erklären lassen und dass auch die weitere Ausführung dieser Idee in der Weismann’schen Germinalselektion

nicht haltbar ist. Meine Arbeit „Ueber die Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selektionsprinzips" [1]) (Leipzig, W. Engelmann, 1900, 153 pp.) schließt mit den Worten: „Der richtige Standpunkt ist nach meiner Meinung der, weder von einer „Allmacht" noch von einer „Ohnmacht" der natürlichen Zuchtwahl zu sprechen, sondern sie, so wie es unser großer Meister Darwin that, als einen wichtigen Faktor zu bezeichnen, welcher zusammen mit anderen Kräften die Welt der Organismen regiert." Hierin liegt doch keine Uebertreibung der Wertschätzung der Selektion, und wenn Jaekel, obwohl er meine Arbeit kennt, mich trotzdem zu den exklusiven Selektionisten rechnet, so hat er sie entweder nicht gelesen oder er weiß überhaupt nicht, welchen Standpunkt die „Neo-Darwinisten" Weismann und Wallace vertreten haben. Im folgenden schließe ich mich der Jaekel'schen Kapitelfolge an.

I. Fortpflanzung, Vererbung und individuelle Variation.

Wenn jemand auf einer Druckseite drei so schwierige Fragen behandelt, so kann man von vornherein überzeugt sein, dass nichts Neues dabei herauskommt und dass diese „einleitenden Worte über biologische Grundbegriffe" auch fehlen könnten. Bemerkenswert ist an ihnen nur, mit welcher Leichtfertigkeit Jaekel die Probleme erledigt. Da quälen wir Zoologen uns seit Jahrzehnten, um den Schleier von der Vererbungsfrage zu lüften und vergießen Ströme von Druckerschwärze, ob eine Vererbung erworbener Eigenschaften wohl möglich ist und wie sich eine somatische Veränderung eventuell bis zu den Genitalzellen fortsetzen könnte und ob sie in diesem Falle auch eine gleichsinnige Umgestaltung des Keimes veranlassen würde, und nun belehrt uns Jaekel: „es ist mir immer unverständlicher geworden, weshalb man die Vererbung als eine besondere Erscheinung betrachten soll. Die Fortpflanzung ist doch eine Modifikation des Wachstums", folglich müssen die Kinder so ausfallen wie die Eltern. „Wenn so die Ontogenie nur ein weiteres Auswachsen des elterlichen Organismus bedeutet, dann haben wir uns nicht zu fragen, wie kommt es, dass die Nachkommen die Qualitäten der Eltern übernehmen, sondern wie kommt es, dass sie das gelegentlich nicht thun. Das Antreten des Erbes ist das Selbstverständliche;" weichen die Nachkommen von den Eltern ab, so liegt dies daran, dass ihre Keimesanlage „durch die besonderen

1) Der soeben erschienenen und sehr vermehrten 2. Auflage (Leipzig, Engelmann, 1903, 247 pp.) habe ich einen etwas anderen Titel gegeben, nämlich: „Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung", weil ich eine Reihe verwandter Fragen hinzugezogen habe, namentlich die Bedeutung der de Vries'schen „Mutationen", welche nach meiner Ansicht in ihrer phylogenetischen Tragweite sehr überschätzt werden, ferner den Begriff der Orthogenese, die Möglichkeit direkter Anpassungen und anderes.

Zufälligkeiten im persönlichen Kampf ums Dasein" verändert worden ist. —

Glaubt denn Jaekel wirklich, durch solche Gemeinplätze unsere Erkenntnis nur um eines Haares Breite zu fördern? Nach meiner Meinung beweisen solche Sätze nur, dass ihr Autor keine Ahnung von der Schwierigkeit des Problems hat.

II. Die Bildung der Arten.

Dieses Kapitel habe ich mit Aufmerksamkeit und ohne „Abneigung" wiederholt gelesen, bin aber jedesmal mehr von der Unhaltbarkeit der darin geäußerten Ansicht überzeugt worden. Jaekel behauptet, dass die Bildung der Arten unabhängig sei von dem phyletischen Fortschritt im Laufe der Erdgeschichte und dass sich dieser vielmehr dokumentiere in einer Veränderung derjenigen Charaktere, welche den Gattungen, Familien und höheren systematischen Einheiten zu Grunde liegen. Er bespricht die Entstehung der Brachiopodengattung *Isocrania* aus *Crania* und giebt eine Abbildung von sieben sich sehr nahe stehenden, nur durch geringe Unterschiede in den Schalenrippen ausgezeichneten Arten von Isocranien. Eine Auflösung der Gattung *Crania* in mehrere Untergattungen dürfe sich nicht auf solche äußere Skulpturverhältnisse stützen. Er fährt dann fort: „Es sind auch an den Schalen zu beobachtende Aenderungen der Muskulierung, des Klappenverschlusses, mit einem Wort innere morphologische Charaktere, die hier wie überall in der Systematik zur Abgrenzung von Gattungen und höheren Einheiten benutzt werden. Damit scheiden also die Speziescharaktere überhaupt aus der Differenzierungstendenz in Gattungen und höhere Einheiten aus, sie bilden individuelle, durch Kreuzung fixierte, aber mit den Individuen aussterbende Erwerbungen, die in der Regel nicht einmal auf die nächste Spezies übernommen werden. Damit wird aber der auf die Speziesbildung gegründeten Vorstellung einer schrittweisen Entwickelung viel Boden entzogen; die Erwerbung von Speziescharakteren erscheint als nebensächliches Produkt aus individueller Variation und Kreuzungsbegrenzung und stellt eine lokale Ablenkung von der allgemeinen Entwickelungstendenz dar . . . Die Speziesbildung läuft also nur in seltenen Fällen in die Richtung aus, die einer Sonderung in höhere Einheiten zu Grunde gelegt werden müsste . . . Wenn wir auch hier zu dem bewährten Vergleichsbilde des Stammbaumes greifen, so würden die Arten den Blättern vergleichbar sein, der Stamm und die Zweige aber die phyletisch weiterwachsende Summe morphologischer Charaktere und innerer Entwickelungstendenzen repräsentieren. Wie nun die Blätter vorübergehende Erscheinungen an dem langsam wachsenden Baume bilden, so sind die Arten die schnell wechselnden Bilder, in denen der jeweilige Ent-

wickelungsstand der einzelnen Zweige in der Berührung mit der Außenwelt Gestalt gewinnt und zeitweilig einen festen Ausdruck findet.“ Diese Sätze sind klar und deutlich und ein „Missverstehen“ derselben ist wohl kaum möglich. Ich halte sie für durchaus verfehlt und begreife nicht, wie man zu solchen Anschauungen gelangen kann, wenn man sich nur etwas mit den Grundlagen der Systematik vertraut gemacht hat.

1. Zunächst fällt auf, dass Jaekel nichts anführt, was nur einigermaßen als Beweis für seine Ansicht gelten kann. Dass sieben Isocranien existieren, die einander so nahe stehen, dass ein weitherzig veranlagter Systematiker sie als Varietäten von einer oder zwei Arten ansehen könnte, beweist doch gar nichts über die phyletische Entwickelung der Cranien. Jaekel hätte den Stammbaum der Cranien uns schildern und zeigen müssen, dass bei der Spaltung in Gattungen nie spezifische Merkmale den Ausgangspunkt bildeten. Seite 5 giebt Jaekel als charakteristisch für die Gattung *Isocrania* an: 1. äußere Aehnlichkeit beider Klappen, 2. die eine flache Mützenform derselben bewirkende Lage der Schalennabel, 3. die kleine Anheftungsstelle der unteren Klappe und 4. regelmäßigen subquadratischen Umriss. Das sind lauter äußere Merkmale und trotzdem behauptet er zwei Seiten weiter, dass „innere morphologische Charaktere (die) hier wie überall in der Systematik zur Abgrenzung von Gattungen und höheren Einheiten benutzt werden“. Das sind unvereinbare Widersprüche. Jene vier äußeren Merkmale können sehr gut im Laufe der Phylogenie bei einer Art zuerst aufgetreten sein und waren also damals spezifische Charaktere. Dann könnte sich jene Art weiter ausgebreitet haben und unter dem Einfluss wechselnder lokaler Verhältnisse in mehrere Arten zerfallen sein. Die Folge wäre, dass jene vier Charaktere nun den Wert von Gattungsmerkmalen angenommen hätten, und dass die phyletische Entwickelung durch das Stadium der Artbildung hindurch gegangen wäre. Dann wäre die Erwerbung der Speziescharaktere durchaus nichts „Nebensächliches“ und die Art wäre nicht bloß „eine lokale Ablenkung von der allgemeinen Entwickelungstendenz“. Die hier gemachte Annahme lässt sich natürlich nicht beweisen, aber ebensowenig das Gegenteil, und Jaekel's Fehler besteht darin, dass er ein Beispiel zum Beweise seiner Ansicht herangezogen hat, das völlig ungeeignet ist. Dasselbe gilt für die p. 12 erwähnten Gattungen. Wie die einzelnen Arten von *Mariacrinus*, *Ctenocrinus* und *Melocrinus* entstanden sind, wissen wir nicht, und deshalb ist es sehr wohl möglich, dass einige der jetzigen Gattungsmerkmale ursprünglich Artmerkmale waren. Es ist ja selbstverständlich und auch wohl noch nie bestritten worden, dass die Evolution nicht stillsteht, nachdem eine Art sich in mehrere gespalten hat und dass dann sehr häufig das eintritt, was

Darwin parallele oder analoge Veränderungen nannte, d. h. die einzelnen Spezies verändern sich auf Grund gleicher ererbter Konstitution oder ähnlicher Lebensweise in derselben Weise. Dann zeigt sich der phyletische Fortschritt natürlich an einem Gattungs- oder Familienmerkmale, indem z. B. durch andauernden Nichtgebrauch die Afterklauen von Wiederkäuern der verschiedensten Gattungen sich rückbilden oder indem bei ektoparasitischen Würmern derselben Gattung die Augen im Laufe der Phylogenie degenerieren. Hätte Jaekel also behauptet: die Evolution arbeitet ebensogut mit Gattungs- wie mit Artmerkmalen, so hätte er damit zwar nichts Neues, aber wenigstens nichts Unrichtiges gesagt. Sein Irrtum besteht darin, dass er diesen Gedanken einseitig auf die Spitze treibt und als Gesetz hinstellt: die Artbildung ist für die Phylogenie fast ausnahmslos nebensächlich, die spezifischen Charaktere stellen bloß eine vorübergehende lokale Ablenkung dar, hingegen arbeitet die Evolution mit der Umbildung von generischen oder Familienmerkmalen.

2. Hätte Jaekel Recht, so müsste ein durchgreifender Unterschied zwischen spezifischen und generischen Charakteren bestehen, denn es könnte doch nicht Zufall sein, dass bloß die letzteren dem phyletischen Fortschritt dienen, die ersteren hingegen vergängliche Blätter am Stammbaume sind. Jaekel findet den Grund hierfür darin, dass „innere morphologische Charaktere" . . . „überall in der Systematik zur Abgrenzung von Gattungen und höheren Einheiten benutzt werden". Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass Jaekel's eigene Diagnose seiner Gattung *Isocrania* nur äußere morphologische Kennzeichen verwertet. Es gehört auch wirklich nur eine ganz geringe systematische Bildung dazu, um zu wissen, dass Spezies- und Gattungsmerkmale sich nicht scharf sondern lassen, denn weder sind die ersteren immer äußere und die letzteren immer innere, noch giebt es sonst durchgreifende Unterschiede, etwa so, dass Anpassungsmerkmale stets generisch, indifferente Eigenschaften spezifisch wären. Jede Systematik geht von äußeren Merkmalen aus, d. h. von solchen, die der Untersuchung leicht zugängig sind und an der Körperoberfläche oder in der Mundhöhle sich befinden; in der Paläontologie handelt es sich dabei oft um ursprünglich innere Organe (Skelettteile). Reichen die äußeren Charaktere zur Unterscheidung der Arten, Gattungen etc. aus, so ist man zufrieden und überlässt die inneren mit Recht dem Anatomen und allgemeinen Zoologen. Sehr oft genügen aber die äußeren Merkmale nicht einmal zur Artunterscheidung: Schwämme werden vorzugsweise nach den inneren Nadeln, Holothurien und Alcyonarien nach den Kalkkörpern in der Haut, Schnecken nach den Zähnen der Radula bestimmt und Aehnliches gilt für Tausende von wirbellosen Tieren. Generische Merkmale sind ferner unend-

lich oft ganz indifferenter Art und berühren physiologisch nebensächliche Verhältnisse; es ist daher abermals ein Irrtum, wenn Jaekel p. 56 behauptet, für die höheren systematischen Einheiten (Gattung etc.) seien die „mechanischen Umformungen" charakteristisch, „bei denen der Mechanismus, d. h. das Zusammenwirken der Teile, eine Abänderung erfahren hat", während spezifische Charaktere sich namentlich „in physiologisch nebensächlichen Punkten" äußern sollen. Die Ornithologen benutzen zur Gattungsdiagnose immer wieder kleine Unterschiede, deren Nutzen im Lebenshaushalt absolut nicht ersichtlich ist, ob der Schwanz gerade oder schräg abgeschnitten ist, ob die Nasenlöcher an der Wurzel des Schnabels oder etwas weiter nach vorn stehen, ob sie rund oder oval sind, ob die Zehen völlig gespalten sind oder eine kleine Spannhaut haben u. s. w. Ebenso werden in der Malakozoologie kleine Differenzen in der Form des Peristoms oder in der Skulptur der Schneckenschale als Gattungszeichen verwandt, und hiergegen ist auch gar nichts zu sagen, denn Artmerkmale unterscheiden sich von solchen der Gattungen nur dadurch, dass erstere bei einer Spezies vorkommen, letztere bei mehreren. Derselbe Unterschied wird einmal zur Trennung von Arten gebraucht (z. B. die Länge der Schwingen zur Unterscheidung unserer drei Laubsänger, *Phylloscopus sibilatrix*, *trochilus*, *rufus*), ein anderes Mal für Gattungen (z. B. *Vanellus*, zweite Schwungfeder länger als die erste; *Charadrius* erste länger als die zweite) und wie oft sind bei der jetzt so beliebten Auflösung der Gattungen spezifische Charaktere in generische verwandelt worden. Ich bestreite natürlich nicht, dass Artmerkmale in der Regel einen untergeordneten, physiologisch nebensächlichen Anstrich haben, während die Gattungsmerkmale sehr oft einen höheren Wert besitzen, denn jene bezeichnen die beginnende, letztere die fortgeschrittene Divergenz; aber es giebt viele Ausnahmen, und Artcharaktere betreffen nicht immer indifferente Verhältnisse: der indische Elephant besitzt einen größeren Rüsselfinger als der Afrikaner und ist diesem dadurch im Ergreifen kleiner Gegenstände überlegen, und bei der Gattung *Kallima*, dem bekannten Blattschmetterling, sind die einzelnen Arten in dieser Schutzfärbung sehr verschieden weit vorgeschritten.

Aus dem Gesagten folgt: weil ein durchgreifender, qualitativer Unterschied zwischen spezifischen und generischen Merkmalen überhaupt nicht existiert, deshalb ist der Jaekel'sche Satz unrichtig, dass der phyletische Fortschritt nur auf einer Veränderung der letzteren beruht.

3. Zu demselben Resultat führt eine Erwägung ganz anderer Art. Es giebt eine Menge Gattungen, die durch irgend eine besonders auffällige Bildung ausgezeichnet sind, die so eigentümlich ist, dass man nicht annehmen kann, die einzelnen Arten einer

solchen Gattung hätten sie unabhängig voneinander erworben. Es bleibt nur der Schluss übrig, dass die Stammform der Gattung jene Bildung sich als ein spezifisches Merkmal aneignete, die auf sämtliche später aus ihr hervorgegangene Spezies sich vererbte. Mit anderen Worten, die betreffende Eigentümlichkeit war ursprünglich ein Artmerkmal, wurde aber später ein Gattungscharakter. So ist unter den Ampullarien nur die auf Afrika und Madagaskar beschränkte Untergattung *Lanistes* rechts organisiert, aber mit links gedrehter Schale versehen, während alle anderen Ampullarien rechts gedreht sind. Offenbar stammen alle *Lanistes*spezies von einer Stammart ab, die ursprünglich rechts organisiert und rechts gedreht war, dann aber wohl in der von Lang auseinander gesetzten Weise als besondere Eigentümlichkeit die linksgedrehte Schale erwarb. Ihre innere Organisation wurde dadurch nicht verändert, und diese Linksdrehung muss als spezifisches Merkmal gelten, denn diese erste Lanistide unterschied sich von den übrigen Ampullarien vermutlich nur durch dieses Merkmal. Später spaltete sie sich in mehrere Arten und durch Zusammenfassung derselben zur Untergattung *Lanistes* wurde aus dem Speziesmerkmal ein Gattungscharakter. — Die Paradiesvögel haben sich wahrscheinlich aus rabenähnlichen Vögeln entwickelt. Ihre begrenzte Verbreitung weist darauf hin, dass sie monophyletischen Ursprungs sind. Da sämtliche Arten durch die eigentümliche sammetartige oder wenigstens weiche Befiederung an den Zügeln oder an anderen Teilen des Kopfes ausgezeichnet sind, so wird man der Stammform diesen Charakter ebenfalls zuschreiben müssen. Dieses Merkmal ist so unbedeutend, dass es bei der Stammart nur zu den spezifischen, nicht zu den generischen Charakteren gerechnet werden konnte; jetzt aber besitzt es den Wert eines Familienzeichens. — Die Familie der Scheidenschnäbel, *Chionidae*, enthält nur zwei Arten; *Chionis alba* auf den Falklandsinseln, Südgeorgien und den Kap-Horninseln und die nur auf Kerguelen heimische *Ch. minor*, welche vermutlich aus der *alba* durch Migration hervorgegangen ist. Die eigentümliche Hornscheide an der Schnabelwurzel muss bei ihrer Entstehung so unbedeutend gewesen sein, dass man sie nur als ein spezifisches Merkmal bewerten konnte, jetzt aber ist sie ein Gattungs- resp. Familiencharakter. — Der eigentümliche Schnabel des Flamingo, der Kehlsack des Pelikan, die drei beweglichen Flossenstrahlen von *Trigla*, die zur Saugscheibe umgewandelte erste Rückenflosse von *Echeneis*, der elektrische Apparat von *Torpedo*, die Leuchtorgane vieler Tiefseetiere und manche andere absonderliche Bildungen können sehr wohl bei der Stammform, während ihrer ersten Entstehung, als Speziezeichen aufgetreten sein, haben aber später generischen Wert erlangt, indem sie auf alle Arten, welche aus jener hervorgingen, sich vererbten. Diese Annahme

ist viel wahrscheinlicher, als dass die betreffenden Spezies solche eigenartige Organe unabhängig voneinander in der gleichen Form erwarben, und ebensowenig kann man vermuten, dass solche spezielle Bildungen bei den Stammarten plötzlich in solcher Vollendung auftraten, dass man ihnen sofort generischen Wert hätte zuschreiben müssen.

Das Vorstehende beweist zur Genüge, wie unrichtig der Jaekel'sche Satz ist: „Damit scheiden also die Speziescharaktere überhaupt aus der Differenzierungstendenz in Gattungen und höhere Einheiten aus, sie bilden individuelle, durch Kreuzung fixierte, aber mit den Individuen aussterbende Erwerbungen, die in der Regel nicht einmal auf die nächste Spezies übernommen werden."

4. Nach Jaekel soll die Speziesbildung „in physiologisch nebensächlichen Punkten" zum Ausdruck kommen, während Gattungen durch tiefer greifende „mechanische Umformungen" entstehen. Acceptieren wir einmal diesen Satz, gegen den sich ja Vieles vorbringen lässt, aber in dem ja insofern ein richtiger Kern steckt, als geringe Differenzen meist zur Abgrenzung von Arten, größere zur Unterscheidung von Gattungen verwandt werden. Wenn nun Jaekel weiter behauptet, die Evolution arbeite fast nie mit spezifischen Merkmalen, so folgt daraus, dass der phyletische Fortschritt immer in größeren Sprüngen sich äußert. Diese Anschauung wird gerade durch die Paläontologie widerlegt, denn die wenigen Fälle, in denen die Evolution der Arten mit Sicherheit aus der kontinuierlichen Folge der geologischen Schichten erschlossen werden kann (*Planorbis multiformis* von Steinheim und die Neumayr'schen Paludinen), zeigen nichts von solchen Sprüngen. Scott hat ferner gezeigt, dass der Pferdestammbaum „is remarkably continuous" und die Bateson'sche Ansicht von sprungartigen Variationen durchaus nicht unterstützt. Näheres hierüber Kap. V (siehe auch in der Neuauflage meiner Selektionsschrift p. 46 ff.).

Das hier Gesagte wird hoffentlich auch Herrn Prof. Jaekel überzeugen, dass ich nicht deshalb seine Ideen ablehne, weil ich „mangelhaft" in sie eingedrungen bin, sondern dass mich mehrfache Erwägungen von ihrer völligen Unhaltbarkeit überzeugt haben.

III. Jaekel's Ansichten über orthogenetische Aenderungsprozesse.

Obwohl ich in meiner Selektionsschrift und in meiner „Anatomie und Phylogenie der Chitonen" (Teil C, p. 532 ff.)[1]) lebhaft für Eimer's Orthogenesis, d. h. für bestimmt gerichtete Evolution ohne Mitwirkung der natürlichen Zuchtwahl, eingetreten und daher an sich ein Freund dieses Prinzips bin, kann

1) Zoolog. Jahrb. Supplement Bd. V (*Fauna chilensis* Bd. II), 1901.

ich doch den Ausführungen Jaekel's nur in ganz untergeordneten Punkten beistimmen, weil er Eimer's „Orthogenesis der Schmetterlinge" so ungenügend studiert hat, dass er völlig falsche Beispiele heranzieht. Wie wenig er in der zoologischen Litteratur Bescheid weiß, erhellt schon daraus, dass er diesen Abschnitt mit dem Satze eröffnet: „Der von Th. Eimer aufgestellte Begriff der Orthogenesis hat wenig Anklang gefunden, hauptsächlich wohl deshalb, weil die auf zoologischer Seite dominierende Weismann'sche Richtung und Schule ihm sehr feindlich entgegentrat, und weil auf botanischem Gebiete entsprechende Auffassungen schon vor Eimer durch Nägeli eingehend vertreten waren." Zunächst rührt der Begriff der Orthogenese nicht von Eimer her, sondern von Haacke; weiter hat kein descendenztheoretischer Begriff eine so überraschend schnelle Verbreitung gefunden, wie dieser, nachdem schon vor Eimer nicht nur Nägeli, sondern auch Askenasy, M. Wagner, Cope, Scott, Osborn, Emery, Döderlein, Neumayr, Lloyd Morgan u. a. für bestimmt gerichtete Variationen sich ausgesprochen hatten. Um nur einige Namen zu nennen, so haben nach Eimer sich Cunningham, Rosa, Piepers, von Linden, Sarasin zu Gunsten der Orthogenese geäußert, und manche andere Autoren (z. B. Headley, Henslow) haben zwar nicht dieses Wort gebraucht, aber die bestimmt gerichtete Variabilität befürwortet, was also auf dasselbe hinauskommt. Wohl noch wichtiger ist, dass niemand sich, soviel ich weiß, gegen diese Anschauungen ausgesprochen hat, und dass selbst Weismann sie im Prinzip anerkannte, indem er seine Germinalselektion, „eine Quelle bestimmt gerichteter Variation", aufstellte.

Jaekel möchte nun den Eimer'schen Begriff der Orthogenese nach zwei Richtungen hin erweitern; er soll nämlich erstens auch nützliche Bildungen umschließen, und zweitens soll die Evolution nach wenigen Richtungen nicht allein auf äußere Einflüsse (Klima, Nahrung), sondern auch auf „innere Einwirkungen" zurückgeführt werden. Er schreibt: „Demgegenüber möchte ich an dem Nägeli'schen Vervollkommnungstriebe festhalten und bei Orthogenesis sowohl mit äußeren wie mit inneren Einwirkungen rechnen." Hätte Jaekel Eimer's Orthogenesis und Nägeli's Hauptwerk nur etwas gründlicher gelesen, so würde er diese Begriffserweiterung nicht vorgenommen haben, denn sie ist überflüssig, weil erstens Eimer nie bestritten hat, dass Orthogenese auch Nützliches erzeugen kann und weil er zweitens ebenfalls mit „inneren Ursachen" rechnet und weil drittens innere Ursachen im Sinne Nägeli's sich überhaupt nicht mit dem Begriff der Orthogenese vereinigen lassen. Wenn Eimer wiederholt betont, dass orthogenetische Prozesse „ohne Beziehung zum Nutzen" verlaufen, so wollte er damit sagen, dass sie mit absoluter Notwendigkeit sich abspielen und nicht die

Möglichkeit haben, zwischen einer indifferenten, einer nützlichen oder einer schädlichen Richtung zu wählen; aber selbstverständlich können sie zuweilen auch nützliche Veränderungen bewirken. Auf p. 3 erklärt Eimer, „dass die auf dem Wege der bestimmt gerichteten Entwickelung entstehenden Eigenschaften zum weitaus größten Teile nicht nützlich sein werden, so dass der Stoff, welcher der Naturauslese zur Verfügung gestellt wird, ein sehr spärlicher sein muss" und weiter: „andererseits wird vieles Nützliche bestehen, was gänzlich unabhängig von der Zuchtwahl (Selektion) zu seiner vollen Gestaltung gediehen ist, denn es wird selbstverständlich orthogenetisch ebensowohl Nützliches entstehen können wie nicht Nützliches" (von Eimer selbst gesperrt gedruckt). Die erste Jaekel'sche Aenderung an dem Begriff der Orthogenese ist also überhaupt keine, weil Jaekel dasselbe annimmt wie Eimer.

Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, dass ich in meiner Selektionsschrift (I. Aufl., 1900, p. 126) eine weitere Konsequenz gezogen habe, dass nämlich auch die Gebrauchswirkungen, wenn sie anhaltend in derselben Richtung sich abspielen, zur Orthogenese gerechnet werden müssen. Eimer schloss diese von der Orthogenesis aus und sah in ihnen eine zweite Quelle phyletischer Veränderungen. Ich hob hervor, dass „keine scharfe Grenze zu ziehen ist zwischen den unmittelbaren Folgen der äußeren Existenzverhältnisse und den mittelbaren, welche durch Gebrauch und Uebung erzielt werden".

Hinsichtlich der zweiten Jaekel'schen Aenderung an dem Begriff der Orthogenese, dass ihr nämlich auch innere Ursachen zu Grunde liegen können, ist zunächst zu betonen, dass Eimer selbst mit inneren, konstitutionellen Einwirkungen rechnet. Er schreibt p. 15: „In jener auf der Konstitution beruhenden Beeinflussung der Entwickelungsrichtung, in der physiologischen Eigenart der Organismen aber haben wir die sogenannten inneren Ursachen der Umbildung, welche sonach mit den von Nägeli angenommenen, mit dessen „Vervollkommnungsprinzip" nichts zu thun haben." Jaekel hat offenbar diese inneren Ursachen Eimer's ganz übersehen, obwohl sie an verschiedenen Stellen des Werkes besprochen werden, sonst hätte er nicht schreiben können bezüglich der Aenderung des Begriffes: „Das zweite Moment betrifft Eimer's Annahme, dass äußere Einflüsse die Erreger des Prozesses sein müssten." Also auch die zweite Jaekel'sche Erweiterung ist eine irrelevante, nur scheinbare.

Wenn nun Jaekel den Nägeli'schen Vervollkommnungstrieb mit der Orthogenese vermengt, so ist dies um so befremdlicher, als Eimer nicht nur an der eben zitierten Stelle, sondern noch an vielen anderen sehr scharf gegen Nägeli aufgetreten, ist und gezeigt hat, dass es sich hier um diametrale Gegensätze handelt

in der Erklärung der bestimmt gerichteten, nach verhältnismäßig wenigen Richtungen fortschreitenden Evolution. Bei Nägeli beruht die Vervollkommnung der Organismen auf der Molekularstruktur des Idioplasmas, welcher ohne wirkliche Begründung die Eigenschaft zugeschrieben wird, allmählich immer komplizierter zu werden. So schreibt er p. 116[1]): „Wie aus Vorstehendem sich ergiebt, sind die inneren Ursachen, welche die stetige Veränderung des Idioplasma und zwar im Sinne einer mannigfaltigeren Gliederung desselben und dementsprechend auch die stetige Veränderung der Organismen im Sinne einer zusammengesetzteren Organisation bedingen, nichts anderes als die der Substanz anhaftenden Molekularkräfte." Diese Anschauung ist von vielen Seiten mit Recht als durchaus unbewiesen und, weil an sich unverständlich, als „mystisch" zurückgewiesen worden. Die äußeren Faktoren treten bei Nägeli gegenüber diesen transcendentalen, in jedem einzelnen Individuum sich äußernden Vervollkommnungstriebe ganz zurück und spielen eine nur nebensächliche Rolle, indem sie entweder nicht erbliche „Ernährungsmodifikationen" oder erbliche „Anpassungsveränderungen" bewirken. Die letzteren zeigen sich aber nicht immer, sondern nur in denjenigen Perioden der Abstammungslinie, „in welchen das Idioplasma und mit ihm die Individuen nicht das erreichbare Maximum der Anpassung an die jeweilige Umgebung besitzen" (p. 541). Dagegen ist „die autonome oder Vervollkommnungsveränderung immer thätig, sodass das Idioplasma einer Abstammungslinie durch Vermehrnng der darin enthaltenen Anlagen stets wächst". Nägeli ging sogar soweit, dem wichtigsten und universellsten äußeren Faktor, dem Kampf ums Dasein, jede Bedeutung abzusprechen und zu behaupten, es „würden sich auch bei fehlender Konkurrenz alle Organismen, die wir jetzt kennen, gebildet haben" (p. 286). Also alle die Stacheln, Panzer, Krallen, Giftdrüsen, Schutzfärbungen etc. würden entstanden sein auf Grund des Vervollkommnungstriebes auch ohne den Zwang der äußeren Konkurrenz! Es ist klar, dass dann eine „prästabilierte Harmonie" existieren muss, welche es bewirkt, dass das micellare Wachstum des Idioplasma stets zur rechten Zeit die rechte Bildung hervorruft. Das Nägeli'sche Vervollkommnungsprinzip ist also an sich sowohl mystisch, d. h. auf der Grundlage unserer gegenwärtigen Naturerkenntnis nicht vorstellbar, als auch führt es zu transcendentalen Konsequenzen. Ich sage hiermit nichts Neues, sondern betone es nur, weil neuerdings zwei unserer angesehensten Botaniker, Wiesner (Biologie der Pflanzen, Wien 1902) und Schwendener (Ueber den gegenwärtigen Stand der Descendenzlehre in der Botanik, Naturwiss.

1) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.

Wochenschrift, 2, 1902, p. 124ff.) sich ganz im Nägeli'schen Sinne geäußert haben. Wenn nun Jaekel die Orthogenese, welche in erster Linie die phyletischen Veränderungen auf die äußeren Faktoren des Klimas und der Ernährung zurückführt, und den Nägeli'schen Vervollkommnungstrieb vereinigen will, so ist dies einfach unmöglich, weil beide im vollkommenen Gegensatz zueinander stehen. Nach Eimer bezwingt die Außenwelt das Idioplasma, denn auch die Konstitution einer Art ist nur das durch Vererbung fixierte Resultat der äußeren Einwirkungen, nach Nägeli regiert es sich selbst. Beides zusammen ist nicht möglich, und ich finde für den Jaekel'schen Gedankenfehler nur die eine Erklärung, dass er das Nägeli'sche Werk ungenügend studiert hat und sich darüber nicht klar ist, was Nägeli wollte. Dafür spricht auch, dass Jaekel in seiner Erwiderung den Vervollkommnungstrieb mit den Worten erklärt: „In einer energetischen Reihe summieren sich ebensolche Einzelwirkungen (nämlich „subjektive Aenderungskräfte") zu einer Vervollkommnungstendenz, die ich selbstverständlich vom Einzelindividuum niemals behauptet habe." Bei Nägeli ist aber gerade, wie die zitierten Sätze beweisen, die Vervollkommnungsveränderung immer thätig, sodass in jedem Einzel-Individuum das Idioplasma beständig komplizierter wird. Jaekel's Auffassung ist also verschieden von der Nägeli's. Er versteht unter „Vervollkommnungstrieb" offenbar nur die allgemeine Thatsache, dass die Organismen im Laufe der Erdgeschichte komplizierter geworden sind, denn auf p. 15 seiner Arbeit schreibt er: „immerhin ist doch unleugbar; dass sich die Organisationshöhe der Organismen im großen ganzen erheblich gehoben hat und ihnen eine Tendenz zur Vervollkommnung innewohnen kann." Diese durch die Versteinerungen belegte Thatsache ist gewiss nicht „mystisch", wohl aber die von Nägeli zu ihrer Erklärung aufgestellte Hypothese des micellaren Wachstums des Idioplasma.

Das Gesagte lässt sich so zusammenfassen:

1. Der Nägeli'sche Vervollkommnungstrieb lässt sich nie und nimmer mit dem Begriff der Orthogenese vereinigen, und wenn Jaekel dieses thut, so geschieht es, weil er Nägeli's Anschauungen nicht kennt und unter „Vervollkommnungsprinzip" nur die allgemeine Zunahme der Organisationshöhe im Laufe der Erdgeschichte versteht, während bei Nägeli dieser Ausdruck viel mehr bedeutet.

2. Jaekel's Aenderungen an dem Begriff der Orthogenese sind nur scheinbare und besagen dasselbe, was Eimer auch gesagt hat[1]).

1) Sollte ich Jaekel also früher einmal den „Rat gegeben haben, Eimer's Bezeichnung beizubehalten und nicht statt derselben „Diagenese" zu sagen, so wäre

3. Diese Irrtümer und Missverständnisse erklären sich daraus, dass Jaekel die Hauptwerke von Eimer und Nägeli nicht eingehend studiert hat und sich über Fragen äußert, über die er nur ungenügend orientiert ist.

(Fortsetzung folgt.)

Ueber das Zusammenleben von Antholoba reticulata Couth. und Hepatus chilensis M. E.

Von Prof. Dr. Otto Bürger (Santiago de Chile).

In der Bahia von Coquimbo lebt in einer Tiefe von 8—20 m außerordentlich zahlreich die bereits mehrfach beschriebene Seerose *Antholoba reticulata*. Man findet sie nur selten an unbeweglichen Gegenständen wie Steinen und Muscheln, sondern fast immer anderen Geschöpfen angeheftet, wie *Pecten purpuratus*, ferner den Häusern von *Purpura chocolatum*, welche ein großer Einsiedlerkrebs bewohnt, besonders aber der Krabbe *Hepatus chilensis*.

Während meines Aufenthaltes in Coquimbo, der einen Monat umfasste, kamen mir 60 Stück von diesen Krabben zu Gesicht und nur bei vieren fehlte die Actinie. In der Regel trägt jede Krabbe nur ein Exemplar, welches alsdann häufig mittels seiner enorm ausgebreiteten Fußscheibe das Rückenschild bis auf einen schmalen Rand vollständig bedeckt. Sehr selten haben sich mehr als zwei Actinien auf einer Krabbe angesiedelt. Das Rückenschild ist der Lieblingssitz der Seerose und sie bevorzugt hier die Mitte.

Es liegt nahe, an ein symbiotisches Verhältnis zu denken, welches zwischen *Antholoba reticulata* und *Hepatus chilensis* existieren möchte. Um demselben auf den Grund zu kommen, machte ich den einfachen Versuch, Krabben ihrer Seerosen zu berauben und in einem improvisierten Aquarium beide zu beobachten. Zunächst siedelten sich die Seerosen auf dem steinigen Untergrunde an, welcher den Boden meines Aquariums bedeckte und breiteten alsdann ihren Tentakelkranz in prächtiger Weise aus. Diese Actinie verändert dabei wesentlich ihre Form, indem sie sich ungemein verkürzt und die Tentakelscheibe sich lappt. In diesem Zustande verharrten die Seerosen fast 5 Tage, kaum ihren Standort wechselnd, Tag und Nacht. Die Krebse bewegten sich träge zwischen ihnen, ohne aber irgend ein Interesse für ihre früheren Lebensgenossinnen zu bekunden. Am Nachmittage des 5. Tages hatte eine Actinie sich vom steinigen Untergrunde losgelöst und derart umgedreht, dass die Tentakel nach unten, die Fußscheibe nach oben gerichtet war.

---

dieser Rat nur gut gewesen. Ich selbst erinnere mich übrigens dieser Unterredung nicht mehr.

Die Actinie war nunmehr kegelförmig, sie hatte sich in ihrer Längsachse stark gestreckt; die Fußscheibe erschien abgerundet. Mittels der Tentakel lag sie den Steinen auf und mochte sich hier ein wenig befestigt haben, indessen war sie leicht hin und her zu bewegen. Einige Stunden später hatte sich diese Actinie mittels ihrer Fußscheibe an das Bein einer Krabbe geheftet und hielt dasselbe wie eine Zange so fest umklammert, das der Krebs die Seerose mit sich herumschleppen musste. Während der Nacht erklomm die Actinie den Rücken der Krabbe. Denselben Vorgang habe ich noch zweimal verfolgt.

Aus unserer Beobachtung geht hervor, dass es sich bei dem Zusammenleben von *Antholoba reticulata* und *Hepatus chilensis* nicht um eine Zufälligkeit handelt, sondern um eine beabsichtigte Lebensgemeinschaft, die von der Actinie herbeigeführt wird. Die Actinie ergreift die Initiative, nicht der Krebs, und wahrscheinlich zieht auch nur die Actinie aus dieser, der Krabbe aufgedrängten Genossenschaft einen Vorteil, nämlich den, von Ort zu Ort geführt zu werden, was ihr die Jagd auf Nahrung naturgemäß wesentlich erleichtert.

Antholoba reticulata gehört zu einer der häufigsten Actinien der pacifischen Küste von Südfeuerland bis Peru (Callao)[1]), wurde aber — so weit ich mich unterrichten kann — bisher nur einmal in einem Exemplare von Callao auf dem Rücken von *Hepatus chilensis* beobachtet.

Hepatus chilensis wird wahrscheinlich nicht viel weiter südlich als Valparaiso gehen. Ich habe ihn bei Talcahuano und Chiloë (Bahia von Ancud) vermisst, und gemäß der mir freilich nur mangelhaft zu Gebote stehenden systematischen Litteratur dürfte sein Wohngebiet die chilenische Küste von etwa Valparaiso an nördlich und noch ein Stück der peruanischen umfassen.

Das Verbreitungsgebiet von *Antholoba reticulata* und *Hepatus chilensis* fällt also nur in einem gewissen Abschnitt der pacifischen Küste zusammen, und die Actinie hat dort, wo *Hepatus chilensis* fehlt, offenbar keinen anderen geeigneten Träger gefunden. [74]

Ueber einen interessanten Fall von Parasitismus

berichtet Theodor Pergande: „The Ant-decapitating-Fly", in Proc. Entomol. Soc. Wash., IV, Nr. 4, p. 497, 1901.

Es handelt sich um eine Fliege (*Apocephalus pergandei* Coqu.) von der Familie der Phoriden, deren Larve im Kopfe einer Ameise (*Camponotus pennsylvanicus* Geer) schmarotzt. Diese Ameise lebt in hohlen Bäumen und Baumstümpfen.

1) Oskar Carlgren: Zoantharien der Hamburger Magelhaensischen Sammelreise. Hamburg 1898.

In der Nähe solcher Baumstümpfe bemerkte Verf. häufig abgebrochene, am Boden umherliegende Ameisenköpfe, die er erst für Reste gestorbener Ameisen hielt. Eines Tages jedoch beobachtete er an einem Baumstamme eine Ameise, deren eigentümlich schlaffe Bewegungen ihm bei der sonst starken Lebendigkeit der Tiere auffiel, und welche jedes Orientierungsvermögen verloren zu haben schien. Er nahm dieselbe mit nach Hause und fand sie nach wenigen Stunden zwar noch lebend, aber ohne Kopf. An dem Kopf fehlten Antennen und Mundwerkzeuge und bei näherer Untersuchung fand Verf. in demselben eine lebende Dipterenlarve, aus welcher er nach 17 Tagen die oben erwähnte (bis dahin noch unbekannte) Fliege erhielt. Bald darauf konnte Pergande mehrere dieser Fliegen in unmittelbarer Nähe einer Ameisenkolonie beobachten. Die Ameisen scheinen große Furcht vor ihren kleinen Feinden zu haben. Als Verf. eine Fliege mit einer Ameise zusammenbrachte, stürzte diese sich sofort auf die letztere, welche sich mit Mandibeln und Beinen wütend, doch vergeblich zu wehren suchte. Die Fliege legt ihre Eier an den Körper der Ameise, worauf die Larven in den Kopf eindringen. **K. Grünberg.** [74]

Ueber formbestimmende elastische Gebilde in Zellen.

Von N. K. Koltzoff,
Privatdozent an der Universität Moskau.

Wie bekannt, giebt es viele kugelige Zellen und eine noch größere Zahl solcher Zellen, welche nach ihrer Befreiung kugelig werden können; ebenso pflegen die in Zellen eingeschlossenen Vakuolen und Granulationen kugelig zu sein. Dass lebende Zellen sowie Vakuolen etc. so oft kugelige Gestalt annehmen, beruht auf derselben Ursache, welche Tropfen irgend welcher Flüssigkeiten die Kugelform anzunehmen zwingt, insofern nämlich, dass keine örtlich lokalisierten Kräfte dagegen wirken. Bei der leichten Verschiebbarkeit der Flüssigkeitsteilchen repräsentiert eben die Kugelgestalt den Gleichgewichtszustand, und hierin haben wir auch den besten Beweis dafür, dass der Aggregatzustand des Protoplasmas vorwiegend flüsssig ist. In jedem Punkte der Oberfläche einer kugeligen Zelle wirken drei für die ganze Zelle konstante Kräfte, indem der innere Turgor der Zelle (d. h. der osmotische Druck, eventuell der „Quellungsdruck")[1]) gleich dem osmotischen Druck des äußeren Mediums und Centraldruck der Oberflächenspannung ist.

Andererseits fehlt es aber auch nicht an solchen Zellen, welche, wenn sie frei sind, nicht eine kugelige, sondern irgend eine andere konstante Gestalt aufweisen. Hierher gehören in erster Linie pflanzliche Zellen mit Cellulosemembran, dann mehrere einzellige Organismen, weiter rote Blutkörperchen, Flimmer- und Muskelzellen und Spermien. In diesen Fällen dürfen wir gewiss nicht der ganzen Zelle einen flüssigen Aggregatzustand zuerkennen. Es müssen hier wenigstens einige feste Teile vorhanden sein, deren Elastizität die kugelige Gleichgewichtsgestalt, welche eine flüssige Zelle anzu-

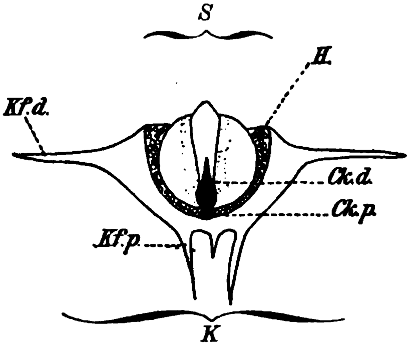
---

1) Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, 1890, p. 294.

nehmen strebt, verändert. Besonders bei den Spermien treffen wir Zellen von sehr komplizierter Gestalt und mit Hilfe der im folgenden zu beschreibenden Thatsachen hoffe ich zu beweisen, dass die Ursache dieser ihrer eigentümlichen äußeren Gestalt auf dem Vorhandensein verschiedener elastischer Gebilde beruht und dass die äußere Form der Zelle um so mehr von der Kugelgestalt abweicht, je kräftiger diese Gebilde im Vergleich mit dem Zellenturgor ausgebildet sind.

Unter den tierischen Spermien sind diejenigen der Dekapoden durch besondere Mannigfaltigkeit der äußeren Gestalt ausgezeichnet. Betrachten wir zunächst den Bau des Spermiums eines Brachyuren *Inachus scorpio* (Fig. 1—8), so unterscheiden wir hier, wie bei den meisten Dekapoden drei Hauptabteilungen[1]). 1. Der strahlen-

Fig. 1.



förmige Kopf oder Kern des Spermiums (*K*) ist mit zwei Kreisen von Fortsätzen besetzt, einem proximalen (*Kf.p.*) und einem distalen (*Kf.d.*); die 4—9 Fortsätze des letzteren sind viel stärker als die des ersteren. 2. Die Chitinkapsel (*S*), welche den distalen Centralkörper (*Ck.d.*) umschließt und nach Waldeyer's Terminologie[2]) als Homologon des Schwanzes des flagellatenförmigen Spermiums angesehen werden muss. 3. Zwischen dem Kern und der Chitinkapsel liegt in Form einer dünnen Platte der Mitochondrienkörper oder „Hals" (*H*), welcher den proximalen Centralkörper (*Ck.p.*) umschließt. Wie aus der Spermiogenese, sowie aus einigen weiter-

1) An einem anderen Orte werde ich die Morphologie der Dekapodenspermien ausführlicher behandeln; hier verweise ich zum Vergleiche besonders auf Fig. 10 dieser Abhandlung (p. 568); die Figur stellt ein Spermium von *Galathea squamifera* dar, bei welchem die Hauptabteilungen sich am besten unterscheiden lassen.

2) W. Waldeyer (1901). Die Geschlechtszellen. Handbuch der Entwickelungslehre von O. Hertwig, Jena.

hin zu beschreibenden Thatsachen hervorgeht, werden alle diese drei Teile des Spermiums von einer besonderen Plasmahaut umschlossen.

Im großen und ganzen kann man das Spermium von *Inachus* der äußeren Form nach mit einer etwas zusammengedrückten Kugel vergleichen, aus der mehrere starre Fortsätze entspringen. Diese charakteristische Form zeigen die Spermien gleicherweise bei der Untersuchung im Blutserum des Tieres, oder in Seewasser, oder in 5 $^0/_0$iger KNO^3-Lösung, welche drei Flüssigkeiten annähernd isosmotisch sind [1]). Wenn aber der osmotische Druck im äußeren Medium abgeändert wird, so verändert sich auch die Gestalt des Spermiums. Lassen wir z. B. eine Mischung von See- und Süßwasser unter das Deckglas fließen, so ziehen sich die Kopffortsätze zurück, und nach Verdrängung dieser Mischung durch reines Seewasser werden die Fortsätze wieder ausgestreckt. Ungeachtet dieser vorübergehenden Veränderungen, bleibt also die Gestalt der Zelle bestehen, so wie wir es von elastischen Gebilden kennen.

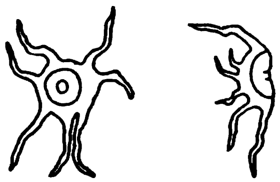
Um den Zusammenhang zwischen dem osmotischen Druck und der äußeren Form der Spermien festzustellen, habe ich eine Reihe genauerer Experimente angestellt. Die fertigen, gleichmäßig entwickelten Spermien entnahm ich dem weiblichen receptaculum seminis, ließ sie einige Minuten in etwa 5 ccm der betreffenden Lösung liegen und untersuchte sie dann mit starken Vergrößerungen (Apo. imm. Zeiss 2 mm oc. 6—18). In unserem Falle erfolgt die osmotische Wirkung ungemein rasch, besonders im Vergleiche mit dem Plasmolyse der meisten pflanzlichen Zellen, wo wie bekannt, oft mehrere Stunden nötig sind. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt wahrscheinlich darin, dass die Spermien der cellulosen, das Diffundieren von Lösungen erschwerenden Zellhäute entbehren. Nach 3—5 Minuten sehen gewöhnlich schon alle Spermien gleichmäßig abgeändert aus und verändern sich auch nach Stunden, ja sogar nach tagelanger Einwirkung derselben Lösung nicht weiter.

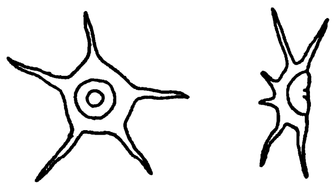
In erster Linie habe ich die Wirkung der verschiedenen Lösungen des für osmotische Untersuchungen so gebräuchlichem Kalisalpeters studiert. In nebenstehenden Figuren (Fig. 2—8) sind die sieben typischen Formen abgebildet, welche die Spermien von *Inachus scorpio* in resp. 10 $^0/_0$, 5 $^0/_0$, 3 $^0/_0$, 2 $^0/_0$, 1,5 $^0/_0$, 1,25 $^0/_0$ und 1 $^0/_0$iger Kalisalpeterlösung annehmen. Wie man sieht, verändert sich das Spermium bei abnehmender Konzentration in drei verschiedenen Richtungen: 1. werden die Fortsätze immer kürzer, um

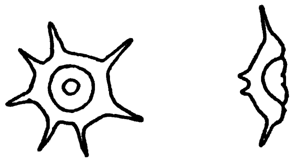
1) Genauer konnte ich den osmotischen Wert des Seewassers der Aquarien der zoolog. Station zu Neapel nach der unten dargestellten plasmolytischen Methode bestimmen; meistens fand ich es isosmotisch mit 5,5 $^0/_0$iger KNO^3-Lösung, welcher Wert aber in Folge der Verdunstung gewiss Schwankungen unterliegen wird.

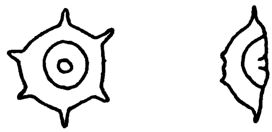
in der 1 %igen Lösung bis auf die letzte Spur zu verschwinden; 2. nähert sich das Spermium immer mehr der Kugelform, welche es in der 1 %igen Lösung erreicht; 3. wächst die Größe der Zelle stetig, was insbesondere durch Vergleichen der Seitenansichten festgestellt werden kann.

Zwei dieser sechs Stadien sind besonders charakteristisch, nämlich die Wirkung der 2 %igen und der 1 %igen Lösung. In letzterer wird das Spermium ganz kugelig; in ersterer treten zu-


Fig. 2. 10 % KNO^3.


Fig. 3. 5 % KNO^3.


Fig. 4. 3 % KNO^3.


Fig. 5. 2 % KNO^3.

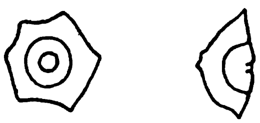
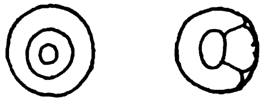

Fig. 6. 1,5 % KNO^3.


Fig. 7. 1,25 % KNO^3.


Fig. 8. 1 % KNO^3.

letzt (oder zuerst, wenn wir von dünneren Lösungen beginnen) kurze, aber ganz deutliche Fortsätze auf. Diese zwei Stadien sind auch für vergleichende osmotische Untersuchungen am wertvollsten. Außer Kalisalpeter habe ich auch Lösungen verschiedener anderer Stoffe gebraucht, und wie es zu erwarten war, hatten isosmotische Lösungen dieser genau dieselbe Wirkung. Die Resultate dieser Versuche stelle ich in der nachfolgenden Tabelle zusammen; die zwei Ziffernreihen bedeuten Konzentration der Lösungen, die isosmotisch mit 1 %iger resp. 2 %iger KNO^3-Lösung sind und zugleich

auch dieselbe Wirkung auf Spermien von *Inachus scorpio* ausüben. Da es bei diesen Untersuchungen nicht auf absolute Genauigkeit ankam, so wurden die Zahlen bis auf 0,1 % abgerundet[1]).

	Konzentration der Lösung (in %), in welcher die Spermien von *Inachus scorpio* Gestalt der	
	Fig. 8	und Fig. 5
	annehmen:	
Chlornatrium	0,6	1,2
Salpetersaures Natrium	0,85	1,7
Salpetersaures Kalium	1	2
Schwefelsaures Ammonium	1	2
Glyzerin	1,4	2,8
Oxalsaures Kalium (kryst.)	1,4	2,8
Trikaliumcitrat	1,8	3,7
Oxalsäure	1,9	3,8
Weinsäure	2,2	4,5
Citronensäure	3,1	6,2
Schwefelsaures Magnesium (kryst.)	3,7	7,4
Rohrzucker	5	10

Wenn nach der ersten Reihe der Experimente (mit KNO^3) noch ein Zweifel bestehen konnte, ob wir es hier vielleicht mit einer chemischen Reaktion oder mit einem Reizvorgang zu thun haben, so wird durch die eben geschilderten wie ich glaube, jeder derartige Zweifel beseitigt. Absichtlich habe ich die Wirkung so verschiedener chemischen Substanzen, wie mehrerer Salzen und Säuren einer- und Glyzerin und Rohrzucker andererseits geschildert. Man sieht, dass sich unter diesen verschiedenen Stoffen Körper aller „isosmotischer Koeffizienten“ — 2, 3, 4 und 5 (d. h. mit verschiedener Ionenzahl in der Molekel) befinden. Und somit scheint es mir bewiesen, dass wir es hier mit einem echten osmotischen Vorgang zu thun haben. Diesen Vorgang möchte ich, obgleich hier keine Abspaltung des Plasmakörpers von der Zellmembran stattfindet, mit dem Namen Plasmolyse bezeichnen. Auch bei der Plasmolyse der Pflanzenzellen ist das Wichtigste die Volum- und Gehaltsveränderung des Plasmakörpers zum Behufe der Durchwanderung des Wassers durch die Plasmahaut, welche für Salze und andere Stoffe ganz oder teilweise impermeabel bleibt. In unserem Falle wandert ebenfalls augenscheinlich nur das Wasser durch die Plasmahaut und ebenso wie in einer pflanzlichen Zelle, tritt, wenn der äußere

1) Eine Zusammenstellung der isosmotischen Lösungen siehe bei de Vries (Jahrb. wiss. Botanik, 1884, Bd. 14, p. 536).

osmotische Druck vermindert wird, Wasser in das Spermium, so dass sein Volum in dünneren Lösungen vergrößert wird. Man könnte vielleicht einen Unterschied zwischen beiden Vorgängen darin finden, dass im Spermium eine große, sich leicht verändernde, mit Zellsaft gefüllte Vakuole fehlt. Dieser Unterschied kann aber keine größere Bedeutung haben, da Wasser ins Protoplasma auch ohne Bildung von Vakuolen als Imbibitionswasser Nägeli's oder Enchylemawasser Bütschli's hineinzutreten vermag. Uebrigens lässt das lebende Spermium, wenn auch nicht echte Wabenstruktur, so doch einige feinere Vakuolen im Halse, sowie im Kerne erkennen und auf dem kugeligen Stadium (in 1 %iger Lösung von Kalisalpeter), wo der Wassergehalt des Spermiums sein Maximum erreicht, bemerkt man stets zwischen Kapsel und Kopf, also im Halse, eine größere Vakuole (Fig. 8), welche nach der Einwirkung einer stärkeren Lösung wieder verschwindet.

Für das Studium der Plasmolyse, sowie der osmotischen Vorgänge im allgemeinen, sind demnach die Spermien von *Inachus scorpio* und anderer Brachyuren ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt. Erstens kommt hier die Reaktion sehr rasch zu stande, und zweitens sind die Zellen gegen verschiedene chemische Stoffe sehr widerstandsfähig. Spermien, welche ihre Fortsätze zurückgezogen haben, strecken dieselben nach Einwirkung stärkerer Lösung sofort wieder aus. Einmal habe ich im Verlaufe einer Stunde unter dem Deckglase ein und dasselbe Spermium mit 20 verschiedenen Lösungen nacheinander behandelt und die letzten Reaktionen ebenso rasch und sicher wie die ersten verlaufen gesehen; so vollkommen ist die Elastizität dieser Gebilde. Ich muss aber bemerken, dass die Plasmahaut des Spermiums, ebenso wie Kernhaut und Kapselhaut, keineswegs ganz impermeabel für alle gelöste Stoffe sind, was auch für pflanzliche Zellen gilt. In dieser Beziehung sind verschiedene Stoffe sehr ungleichartig. So können die Spermien in Seewasser mehrere Tage, ja sogar Wochen bleiben, ohne merkliche Veränderung zu erleiden. Ebenso dringen oxalsaures Kalium, Magnesiumsulfat, Chlorkalkium u. s. w. nur schwer ein. Für Glyzerin dagegen ist die Plasmahaut des Spermiums ebenso wie diejenige mehrerer pflanzlicher Zellen (Klebs, 1888) leicht permeabel. Bringt man die Spermien von *Inachus* in 7 %ige Glyzerinlösung, so zeigen sie zunächst die in Fig. 3 abgebildete Form; aber schon nach einer Stunde dringt eine große Menge des Reagens in den Plasmakörper, sodass der äußere osmotische Druck allmählich beseitigt, das Spermium kugelig wird und schließlich platzt. Wenn wir aber zur richtigen Zeit auf ein solches kugelig gewor-

1) S. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, p. 39 und Handbuch der Physiologie, zweite Auflage, Bd. 1, p. 61.

denes Spermium stärkere Glyzerinlösung einwirken lassen, so streckt es seine Fortsätze wieder auf kurze Zeit aus.

Betrachten wir nun etwas näher die Frage, welche Ursachen die äußere Gestalt unserer Spermien bedingen. Wir haben gesehen, dass sie unter gewissen, mit dem inneren Turgor in Zusammenhang stehenden Umständen kugelig werden. Warum blieben sie nun aber unter normalen Bedingungen also in der Flüssigkeit des Hodens, des Samenleiters des receptaculum seminis und in Seewasser, nicht ebenfalls kugelig. Wie schon oben erwähnt, sehe ich die Ursache im Vorhandensein einer elastischen Membran des Spermiums. In ihrem „natürlichen Zustande“[1]) muss sie eine sternförmige Gestalt haben. Nur infolge einer Wirkung gewisser Kräfte kann Deformation der Membran vorkommen und nach Beseitigung dieser störenden Wirkung tritt dank der Elastizität der natürliche Zustand wieder auf. Dieser natürliche Zustand der Membran deckt sich nun aber nicht mit dem Zustande, in welchem sie sich unter gewöhnlichen Umständen (wie im receptaculum seminis, in Seewasser) befindet. Im Spermium der Fig. 1 und 3 ist die Membran im Vergleich mit Fig. 2 augenscheinlich schon ausgedehnt und die dazu nötige Kraft stammt aus dem Zellenturgor. Der innere Turgor der Zelle ist nämlich größer als der osmotische Druck im äußeren Medium, und zwar 1. um die Größe der Oberflächenspannung und 2. um die Größe der Elastizität der Membran bei gegebener Dehnung. Durch Verminderung des äußeren osmotischen Druckes wird das Gleichgewicht gestört, und Wasser tritt in die Zelle, deren Volum vergrößernd. Dabei wird die Membran ausgedehnt und ihre Elastizität gesteigert, so dass, obgleich auch der innere Turgor sinkt, er doch nicht in so hohem Grade vermindert wird, wie der äußere osmotische Druck. Gleich anderen, in Flüssigkeitstropfen nach allen Wirkungen hin richtenden Kräften, strebt nun dieser Ueberschuss des inneren Druckes dahin, dem Spermium eine kugelige Gestalt zu erteilen. In dieser bestimmten Richtung erfolgt also die Deformation seiner elastischen Membran, indem einige Teile in höherem Grade als die anderen ausgedehnt werden und man versteht, dass bei einer gewissen Höhe des Ueberschusses des inneren Druckes das Spermium kugelig wird.

Es lässt sich leicht ein Modell unseres Spermiums anfertigen mit Hilfe einer Gummiblase, welche im „natürlichen Zustande“

---

1) Die Begriffe „natürlicher Zustand“, „Zwangszustand“ und „Elastizität“ gebrauche ich im Sinne von Auerbach (Winkelmann'sches Handbuch der Physik, Bd. I, 1891).

die Gestalt eines Elypsoids mit Fortsätzen hat. Beim Aufblasen, also bei steigender Differenz zwischen innerem und äußerem Druck, wird die Blase allmählich kugelförmig ausgedehnt.

Wir kommen zu einer weiteren Frage, nämlich zu der, wie diese elastische Membran des Spermiums gebaut ist. Da sich im äußeren Plasmaschlauch des Spermiums von *Inachus scorpio* keinerlei Struktur erkennen lässt, so könnte man annehmen, dass das ganze Spermium hier ähnlich der Cellulosemembran der Pflanzenzellen mit einer festen elastischen Membran umgekleidet sei. Diese Annahme erscheint mir nun aber wenig wahrscheinlich. Die cellulose Zellhaut ist Lösungen gegenüber sehr permeabel und spielt daher bei den osmotischen Erscheinungen keine wichtigere Rolle, indem sich bei der Plasmolyse der Plasmakörper von dieser Zellhaut ablöst. Die Membran des Spermiums von *Inachus scorpio* dagegen kontrahiert sich bei der Plasmolyse (d. h. bei Wirkung stärkerer Lösungen, Fig. 2) selbst, und muss als semipermeabel angenommen werden; deswegen ist sie in dieser Beziehung nicht der Zellhaut, sondern der Plasmahaut der Pflanzenzellen ähnlich. Es enthält demnach die Hautschicht des Spermiums Eigenschaften der beiden pflanzlichen Häute: Elastizität und Semipermeabilität.

Das Verhalten einiger anderer Krebse lässt uns diesen Doppelcharakter der Hautschicht des Spermiums besser begreifen. Bei *Dromia vulgaris* finden wir die Spermien in jeder Beziehung denjenigen von *Inachus scorpio* ähnlich, sie haben nur weniger Kopffortsätze (1—3). Auch die plasmolytischen Vorgänge stimmen überein und ebenso werden die Spermen in 1 °/₀ iger KNO^3-Lösung kugelig. Ein besonderes Interesse gewinnen diese Spermien dadurch, dass sie in ihrer Hautschicht eine auffallende Struktur erkennen lassen. Namentlich an frischen Spermien (in Serum oder Seewasser) bemerkt man in den Fortsätzen feine Spiralfäden (Fig. 9, S. 689). Dass wir es wirklich mit Spiralfäden zu thun haben, wird durch Macerationspräparate erwiesen, bei welchen die Spiralen frei zu liegen kommen. Für solche Maceration habe ich mich sehr verschiedener Lösungen bedient, worüber später in einer ausführlicheren Arbeit über Spermien und Spermiogenese der Dekapoden berichtet werden soll. Hier sei nur soviel bemerkt, dass die Lösungen meistens isosmotisch mit Seewasser zur Verwendung kamen. Dank diesen Methoden konnten die Spiralfäden auch bei solchen Arten, wo sie frisch nicht zu sehen sind, so bei *Inachus scorpio*, nachgewiesen werden.

Setzen wir nun voraus, dass die Spiralfasern fest und elastisch sind, so brauchen wir nicht der ganzen semipermeablen Hautschicht der Spermie Elastizität zuzuerkennen. Durch Adhäsion der

elastischen Fasern am Protoplasma werden sie einerseits in der äußeren Plasmaschicht festgehalten, andererseits aber wird durch sie die Oberflächenspannung in gewissen Punkten verändert und infolgedessen nehmen die Zellen sternartige Gestalt an. Wir wissen, dass Plateau nach derselben Methode mittelst Drahtfiguren verschiedener Gestalt Flüssigkeitstropfen sehr verschiedene und zuweilen sehr komplizierte äußere Formen erteilen konnte. Lassen wir nämlich einem frei in Alkohol suspendierten kugeligen Oeltropfen eine Anzahl elastischer Spiralfäden von gewisser Länge und engen gleichen Umgängen adhärieren, so nimmt der Tropfen sternartige Gestalt an, und es ist leicht, sich vorzustellen, in welcher Richtung der natürliche Zustand des Spiralfadens infolge der Oberflächenspannung des adhärierenden Oeles deformiert werden muss. Am freien distalen Ende des Fortsatzes (starke positive Oberflächenspannung) müssen die Spiralumgänge verengt, am proximalen Ende dagegen (negative Oberflächenspannung) müssen sie erweitert werden; die ganze Spirale aber erleidet eine Verkürzung. So sehen wir, dass diese Spirale dieselbe Zwangsgestalt annehmen wird, wie die der Spermien von *Dromia vulgaris* (Fig. 9). Mir liegt daher auch der Gedanke nahe, dass der physikalische Vorgang in beiden Fällen der gleiche ist; nur kommt im Spermium noch innerer Turgor hinzu, welcher die Spiralfäden in derselben Richtung wie die Oberflächenspannung weiter zu deformieren bestrebt ist.

Nach den oben festgestellten Thatsachen scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass in allen Fällen, wo die Gestalt einer Zelle oder irgend eines Zellorganes von der kugeligen abweicht, elastische Gebilde, in erster Linie elastische Fasern, eine wichtige Rolle spielen. Gewiss können auch noch andere Kräfte außer elastischen den flüssigen Gemischen verschiedene, von einer Kugel abweichende Formen erteilen. Es genügt, in dieser Hinsicht auf Wabenstrukturen und auf amöbenähnliche Protoplasten hinzuweisen. Ueberall aber, wo die spezifische Gestalt der Zelle konstant unverändert bleibt, oder nach einer vorübergehenden Abänderung in diese Gestalt zurückkehrt, müssen wir nach elastischen Gebilden suchen. Ich will noch einige solche Fälle analysieren.

In Fig. 10 ist das Spermium eines langschwänzigen Krebses *Galathea squamifera* abgebildet. Wir sehen hier dieselben drei Abteilungen, wie bei *Inachus scorpio:* 1. den Kopf, welcher eine komplizierte schraubenartige Gestalt hat; 2. den Hals mit dem proximalen Centralkörper und drei langen Halsfortsätzen und 3. den Schwanz, d. h. die Chitinkapsel mit dem distalen Centralkörper. Es ist besonders zu beachten, dass die Halsfortsätze bei *Galathea* grundverschieden von den Kopffortsätzen bei *Inachus* sind, denn

die letzteren fehlen auch bei *Galathea* nicht: sie finden sich nämlich in der Form von drei vorspringenden Mediankanten des Kopfes (auf Fig. 10 ist eine solche Mediankante sichtbar). Dieses Spermium erweist sich nun der Einwirkung verschiedener Lösungen gegenüber empfindlicher als dasjenige von *Inachus*. Bei Verminderung des osmotischen Druckes im äußeren Medium nähert es sich der Kugelform; besonders ausgesprochene kugelige Formen entstehen nach zweistündiger Einwirkung 7 %iger Glyzerinlösung,

Fig. 9.

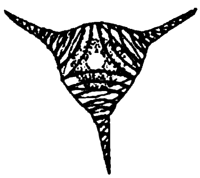


Fig. 10.

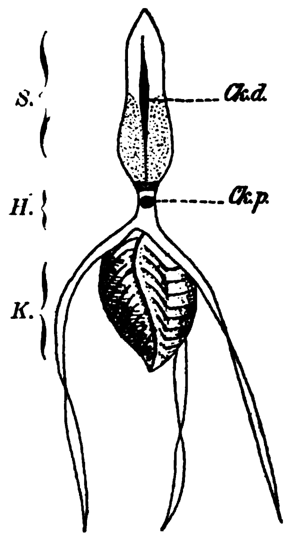
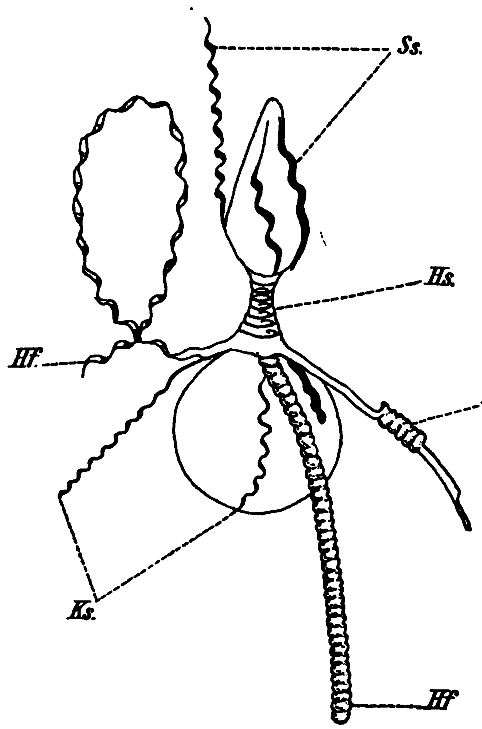


Fig. 11.

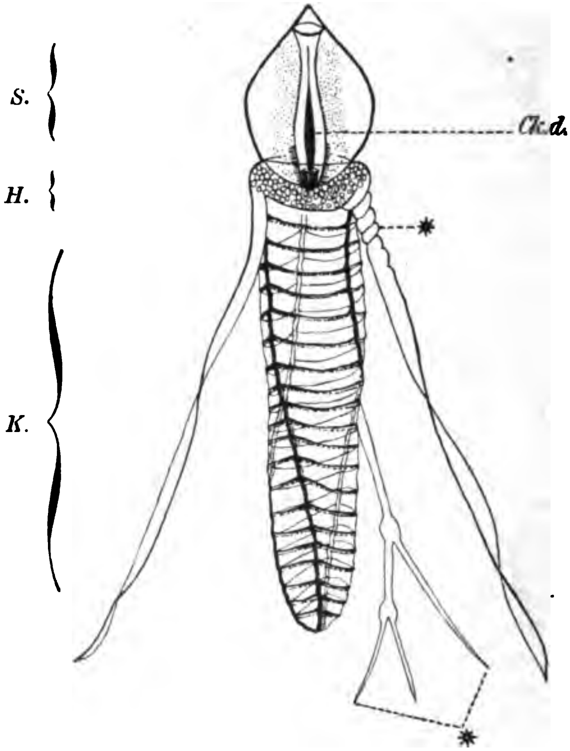


welche derart allmählich in die Zelle eindringt, dass der äußere Druck schonend aufgehoben wird. Wird der äußere osmotische Druck wieder gesteigert, können der Kern und die Chitinkapsel des kugeligen Spermiums wieder ihre frühere Gestalt annehmen, dagegen können die Halsfortsätze nicht mehr ausgestreckt werden, weil sie während der Zurückziehung wahrscheinlich gestört wurden.

Die Maceration offenbart uns hier eine Reihe elastischer Fasern (Fig. 11). Erstens, sehen wir an Stelle der Halsfortsätze drei verschiedenartig gekrümmte Spiralen (*Hf.*). Bei anderen Macerations-

methoden zerfällt jeder Fortsatz in mehrere, nicht gekrümmte Fasern (s. Fig. 12*). Unter der Voraussetzung, dass nicht alle diese Fasern in jedem Bündel gleich, dagegen einige mehr, andere weniger dehnbar sind, ist es leicht zu verstehen, warum die Faserbündel nach Einwirkung der Salzlösung spiralgekrümmt erscheinen können. Auch im lebenden Zustande erscheinen die Halsfortsätze spiralig (Fig. 10) und in noch höherem Grade erscheinen sie so,

Fig. 12.



wenn sie sich unter gewissen Umständen, namentlich bei Befestigung des Spermiums auf der Eioberfläche verkürzen[1]) Es ist möglich, dass eine so komplizierte Struktur des elastischen Fadens dazu notwendig ist, um bei dieser Bewegung des Fortsatzes die richtige Verkürzung ohne Biegung zu sichern. Aber auch andere Fäden werden in gewissen Macerationsflüssigkeiten vorzugsweise spiralig. So bemerken wir an den Mediankanten des Kopfes, welche

1) Ueber eigentümliche Bewegungen der Krebsspermien werde ich an einer anderen Stelle berichten.

hier die Kopffortsätze von *Inachus* repräsentieren, drei Spiralen (*Ks.*). Das sind aber nicht die einzigen elastischen Gebilde im Kopfe, da sich im lebenden Spermium außer jenen drei Mediankanten noch eine feine transversale Schichtung unterscheiden lässt (Fig. 10). Ob es sich hierbei in Wirklichkeit um eine Reihe paralleler zirkulärer Stangen oder aber um eine einzige Spirale handelt, ist mit Sicherheit nicht festzustellen. Zur Erklärung der komplizierten schraubenförmigen Gestalt des Kopfes sind indessen beide Möglichkeiten gleicherweise verwendbar.

Auch im Schwanz finden sich außerhalb der ohne Zweifel festen (weder in kochender Kalilauge, noch in verdünnten Säuren sich verändernden) Chitinkapsel drei elastische Spiralfäden (*Ss.*), welche allem Anscheine nach sowohl bei der Entwickelung der Form, als auch bei der fertigen Form der Chitinkapsel eine große Rolle spielen. — Der langgestreckte Hals des Spermiums von *Galathea* hängt auch von einem besonderen formbestimmenden spiraligen Faden ab (*Hs.*).

Fig. 12 stellt das Spermium eines Einsiedlerkrebses *Eupagurus prideauxii*, wie es am Besten in Goldpräparaten und in stärkeren osmotischen Lösungen (10 °/₀ NaCl) zu sehen ist. Hier hat der Kopf eine langgestreckte, etwas schraubenförmige Gestalt, ähnlich dem Kopfe flagellatenförmiger Spermien. Bei Verminderung des osmotischen Druckes im äußeren Medium wird der Kopf ebenso regelmäßig, wie die Kopffortsätze des *Inachus* verkürzt; bei Wiederherstellung des normalen Druckes streckt er sich ebenso wieder aus. Die Gestalt des Spermienkopfes von *Eupagurus* wird durch zwei Fasernarten bestimmt: 1. durch eine den Kopf umschließende transversale Spirale, welche auf den ganzen Kopf eine gleiche Wirkung, wie die Spirale in den Kopffortsätzen von *Inachus scorpio* ausübt, 2. durch drei longitudinale Fäden, welche wie vorspringende Mediankanten aussehen.

Aehnlich dem Spermienkopfe der Einsiedlerkrebse ist der Kopf der meisten flagellatenförmigen Spermien gebaut; d. h. ebenso langgestreckt und meistens schraubenförmig. Es ist daher auch in hohem Grade wahrscheinlich, dass in allen diesen Fällen die Gestalt des Kopfes durch elastische Fäden bestimmt wird. Da die Existenz dieser Fäden keineswegs leicht zu konstatieren ist, besonders nicht an fixierten Präparaten, so ist es begreiflich, dass man sie bis jetzt nur selten gesehen hat. In einigen Fällen aber wurden auch hier Spiralen beschrieben[1]) und ich bezweifle nicht, dass es sich hierbei ebenfalls um elastische formbestimmende Gebilde handelt. Bei anderen Formen, wie *Bombinator igneus*, wird die langgestreckte Gestalt des Spermienkopfes anders bedingt, nämlich

1) Benda, C. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin, 1897—1898.

durch einen langen, starren Stab, welcher die Achse des ganzen Kerns durchzieht; ob hier auch eine oberflächliche Spirale vorhanden, ist unsicher.

Der Schwanz flagellatenförmiger Spermien (um vom meistens sehr kleinen Halse ganz zu schweigen) scheint sehr reich an verschiedenen elastischen Gebilden zu sein. In erster Linie ist es der distale Centralkörper mit dem von ihm entspringenden Achsenfaden, welcher die Gestalt des Spermienschwanzes bestimmt. Der starre Achsenfaden ist das erste Gebilde, welches bei der Entwickelung des Schwanzes entsteht. Wenn wir weiter bei Meves[1]) in seiner klassisch gewordenen Beschreibung der Spermiogenese von *Salamandra maculata* lesen, wie der distale ringförmige Centralkörper bei allen seinen Formveränderungen die ihm adherierende oberflächliche Plasmaschicht immer mitträgt, indem er sich bald in eine Grube der Zelloberfläche hineinsenkt, bald auf dem Achsenfaden gleitend, die zylinderische Plasmahülle hinter sich aufhebt. so können wir nicht umhin, zwischen diesen Vorgängen einer- und den Gestaltveränderungen der flüssigen Tropfen durch verschiedene Drahtfiguren in Plateau's Experimenten andererseits eine große Aehnlichkeit zu erkennen. — Das sogenannte Verbindungsstück des fertigen Spermiums, welches den distalen Centralkörper enthält, besitzt öfters die von vielen Autoren beschriebene Spiralhülle, durch welche wahrscheinlich die meist zylindrische Gestalt des Verbindungsstückes bestimmt wird. In vielen Fällen besitzt der Schwanz eine undulierende Membran, welche durch einen oder mehrere besondere Fäden getragen wird. Diese Fäden zeigen, ebenso wie der aus dem distalen Centralkörper entstandene Achsenfaden, öfters einen komplizierten Bau, indem sie verschiedenartige Querschnitte haben können und bei der Maceration gewöhnlich in dünnere Fasern zerfallen. Mehrere Autoren bezeichnen wenigstens einige dieser Fäden als „beweglich“ und „kontraktil“; J. Broman[2]) schlägt sogar vor, diese „Beweglichkeit“ und „Kontraktilität“ als konstantes Unterschiedsmerkmal für verschiedene Fäden des Spermiumschwanzes zu wählen, da einerseits in jedem einzelnen Falle „der Bewegungsfaden“ und „der Stützfaden“ grundverschieden, andererseits aber in allen Spermien alle „Bewegungsfäden“ resp. „Stützfäden“ homolog sein müssen. Mir scheint aber, dass dieser Unterschied gar nicht existiert und dass wir keinerlei Gründe dafür haben, irgend welchen Fäden eine besondere „Kontraktilität“ zuzuschreiben. Alles, was wir thatsächlich sehen, besteht darin, dass bei langsamer Bewegung des Spermiums einige dünnere Fäden sich stärker verändern, biegen und dehnen, als die dickeren; bei schneller

1) Meves, Fr. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 50, 1897.
2) Broman, J. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.

Bewegung des Spermiums aber werden auch dickere Fäden mit bewegt[1]). Sogar die Möglichkeit eines faktischen Beweises dafür, dass einige Fäden „aktiv“, andere dagegen „passiv“ beweglich seien, scheint mir ausgeschlossen; und was eigentlich die „aktive Kontraktilität“ eines Fadens bedeuten soll, das versteht gewiss niemand.

Mir scheint, dass alle Schwanzfäden des Spermiums fest und elastisch sind und gleich den anderen oben beschriebenen Fäden zur Bestimmung der äußeren Gestalt des Spermiums dienen. Der komplizierte Bau des Spermienschwanzes aber erklärt sich daraus, dass die elastischen Fäden nicht nur die Gestalt des ruhenden, sondern auch diejenige des sich bewegenden Spermiums zu bestimmen haben. Wenn wir das untere Ende eines steifen elastischen Fadens zwischen zwei Finger nehmen und ihn hin und her zu bewegen versuchen, so werden die Bewegungen des Fadens von seiner Form abhängen: ein zylindrischer Faden wird sich nach allen Seiten hin gleich bewegen, ein solcher mit ovalem Querschnitt vorzugsweise in der Richtung seines kleineren Durchmessers; hierbei werden auch die Form der Enden, zufällige Verdickungen und Krümmungen des Fadens, sowie seine Länge und vielleicht auch die spiralige Gestalt eine große Rolle spielen. Wenn wir es aber nicht mit einem, sondern mit mehreren zusammenhängenden, verschiedenartig gebauten Fäden zu thun haben, so kann der Bewegungsmodus sehr kompliziert, sowie auch sehr konstant sein und wird durch das Variieren der Fingerbewegungen wenig beeinflusst. Wir haben eben in diesem Falle einen typischen Mechanismus vor uns, durch welches eine „ungeordnete“ Bewegung in eine andere „geordnete“[2]) verwandelt wird.

Ich glaube nun, dass im Spermienschwanze ein ganz ähnlicher Fall vorliegt. Seine verschiedenartigen elastischen Fäden bilden einen zusammenhängenden komplizierten Mechanismus. Die ihn bewegende Kraft könnte sich nicht im Mechanismus selbst entwickeln, ohne dessen Festigkeit zu stören. Sie wird vielmehr im flüssigen Plasma des Schwanzes ihre Quelle haben. Diese bewegende Kraft kann im oben angedeuteten Sinne „ungeordnet“ sein; die regelmäßige komplizierte Form der Bewegung aber wird durch den festen Mechanismus bestimmt. Die Frage, wie diese Kraft im flüssigen

---

1) S. besonders Ballowitz, E., Archiv für Mikr. Anat., Bd. 36, 1890, p. 252.

2) In der Physik sind die Namen „geordnete“ und „ungeordnete“ Bewegung von Helmholtz eingeführt. So bezeichnet man in einer Dampfmaschine die chaotischen Wärmebewegungen im Feuer des Ofens als ungeordnet, die regelmäßigen Räderbewegungen aber als geordnet. Ebenso sind die amöboiden Bewegungen als ungeordnet, dagegen die Flimmer- und Muskelbewegungen als geordnet zu betrachten (Verworn).

Plasma entstehen kann, will ich hier nicht weiter erörtern[1]). Es geschieht das besser im Anschlusse von Betrachtungen über amöboide Bewegung, bei welchen feste formative Gebilde kaum eine Rolle spielen können.

Wenn die im vorhergehenden versuchte Erklärung für den Fall der beweglichen Spermien Geltung beanspruchen kann, so liegt der Gedanke nahe, diese Erklärung auch auf andere geordnete Zellbewegungen auszudehnen (d. h. Flimmer- und Muskelbewegungen). Zwischen diesen „geordneten“ und den „ungeordneten“ amöboiden Bewegungen herrschen folgende zwei Unterschiede: 1. geschieht bei den ersteren die Bewegung in einer bestimmten Richtung und 2. findet man in den betreffenden Zellen besondere Strukturen. Lässt man diese Struktur wenigstens teilweise als formbestimmende feste Gebilde gelten, so wird durch sie auch die Bewegung in einer bestimmten Richtung erklärt.

Was die Cilien der flimmernden Zellen betrifft, so entstehen sie allem Anscheine nach ebenso als starre Fortsätze der Basalkörperchen, wie der Achsenfaden der Spermie aus dem Centralkörper. Wie ich mich bei gewissen Flimmerzellen von Pteropoden überzeugen konnte, besteht jede Cilie nicht aus einem, sondern aus mehreren Fäden, welche von einer gemeinsamen flüssigen Plasmahaut bekleidet sind. Im Basalsaum entsprechen jeder Cilie (resp. jedem Faden) zwei übereinander gelegene Basalkörperchen, welche wahrscheinlich Artikulationspunkte darstellen. Wenn die im Inneren zu den Basalkörperchen gehenden Fasern elastische Gebilde darstellen, so hätten wir hier ebenfalls einen komplizierten festen Mechanismus vor uns, in welchem „ungeordnete“ Kräfte eine konstante spezifische Bewegung erreichen können.

Ich glaube, dass sich auch die Struktur und die Funktion der glatten Muskelfasern (nach dem Studium ihrer formativen elastischen Gebilde mit den osmotischen und Macerationsmethoden) von dem oben dargestellten Standpunkte aus besser verstehen ließen. Uebrigens wurden ja auch schon in diesen Zellen Fibrillen nachgewiesen; speziell die sogenannten „Grenzfibrillen“ von Heidenhain[2]) scheinen große Aehnlichkeit mit den formbestimmenden Fäden der Spermien zu haben. Der Meinung dieses Autors gegen-

---

1) Interessante Thatsachen zu dieser Frage sind von Ciaccio beschrieben worden (Rendic. d. R. Acad. di Bologna, Vol. 3, anno 1898—99). Leider ist mir diese Arbeit nur nach dem Referat von Meves in Ergebn. d. Anat. und Entw., Bd. XI, 1901, bekannt.

2) Ergebnisse der Anatomie und Entw., Bd. 10, 1900.

über möchte ich aber behaupten, dass gerade die sogenannten „doppelt schräggestreiften Faserzellen", d. h. die Muskelzellen mit oberflächlich gelagerten Spiralfäden in theoretischer Beziehung von erheblichem Interesse sind (l. c. p. 204). Ich behaupte ferner, dass diese Spiralfäden ebensowenig, wie die gerade verlaufenden Grenzfibrillen anderer Muskelzellen „aktiv kontraktil" sind, sondern fest, elastisch und formbestimmend. Wenn wir eine verlängerte, von einem elastischen Spiralfaden umschlungene Zelle vor uns haben, so genügt irgend eine „ungeordnete" Kraft, z. B. Steigerung des inneren osmotischen Druckes um die äußere Form der Zelle in ganz bestimmter Richtung zu verändern: die Zelle wird ähnlich kontrahiert, wie eine glatte Muskelzelle. Wir haben das schon an dem Beispiele der Spermienfortsätze von *Inachus scorpio* gesehen.

Schwieriger ist gewiss der Fall der quergestreiften Muskeln, da hier die Meinungen über die Struktur zu sehr divergieren. Wenn wir selbst mit C. Münch[1]) annehmen, dass die Querstreifung durch den spiraligen Bau der anisotropen Substanz verursacht wird, und dass diese Spiralen fest und elastisch sind, so bleiben doch noch mehrere morphologische Punkte zu erklären, und mir scheint es unrichtig, die Frage zu sehr zu vereinfachen. In einer Beziehung stimme ich mit Münch überein, nämlich wenn er schreibt: „Die bei Kontraktion sichtbaren Formveränderungen sind nicht Ursache, sondern Wirkung der Kontraktion."

Die Form verschiedener Ciliaten will ich hier nicht näher analysieren. Man hat bei ihnen so viele verschiedene Fasern, als elastische, kontraktile, nervöse u. s. w. beschrieben, dass sich zwischen ihnen gewiss eine genügende Anzahl von wirklich formbestimmenden Fäden vorfinden werden. Zum Schluss möchte ich noch auf eine neue Beobachtung von F. Meves[2]) hinweisen. In den roten Blutkörperchen von *Salamandra* hat dieser Autor einen zirkulären Faden gefunden, welcher in der vorspringenden Kante der Zelle gelegen ist. Vorausgesetzt nun, dass dieser Faden elastisch ist, so genügt sein Vorhandensein, um die von der Kugelgestalt abweichende Form dieser Zelle zu erklären.

Bis jetzt haben wir es nur mit fadigen formbestimmenden elastischen Elementen zu thun gehabt. Theoretisch ist aber gewiss ebenso möglich, dass auch durch elastische Netze und Gerüste die Gestalt von Zellen oder von Zellorganen bestimmt werde. Um indessen diese meine vorläufige Mitteilung nicht allzusehr zu ver-

1) Münch, C. Arch. für Mikr. Anat., Bd. 62, 1903.
2) Meves, F. Anat. Anz., Bd. 23, N. 8/9, 1903.

längern, ziehe ich vor, hier nicht weiter auf Beispiele solcher Strukturen aus meinen Zellenstudien einzugehen.

Um Missverständnisse zu verhüten, möchte ich noch das Verhältnis meiner oben dargelegten Anschauungen zu den sogenannten Protoplasmatheorien genauer bestimmen. Der Aggregatzustand des Protoplasmas scheint mir flüssig zu sein, d. h. die Teilchen des Protoplasmas sind mehr oder weniger leicht verschiebbar und dessen Elastizitätsgrenze ist gleich Null. O. Bütschli gebührt gewiss das große Verdienst, den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas klargestellt zu haben; seine Wabenstrukturen habe ich auch Gelegenheit gehabt, hier und da sowohl in lebenden, als auch in fixierten Zellen zu sehen. Die Anschauungen Bütschli's stehen der Annahme fester Fäden, Netzen u. s. w. in der Zelle keineswegs entgegen[1]). Um den inneren Zusammenhang zwischen flüssigem Protoplasma und festen Fäden anschaulich zu machen, möchte ich aber Protoplasma nicht mit „Nudelsuppe" vergleichen, wie es einer von Bütschli's Anhängern, nämlich L. Rhumbler[2]) thut, sondern vielmehr auf jene festen Drahtfiguren hinweisen, mit Hilfe derer Plateau flüssige Tropfen so verschiedenartiger Gestalt herzustellen vermochte.

Die von mir im vorhergehenden beschriebenen Fäden fallen nur teilweise mit den Protoplasmafäden und Netzen der meisten Autoren zusammen. Erstens scheint es mir wohl möglich, dass einige Zellenarten, wie z. B. Amoeben der festen formbestimmenden Gebilde im Plasmakörper (den Kern lassen wir bei Seite) ganz entbehren, und zweitens sind die Fäden, um welche es sich hier handelt, nicht „kontraktil", sondern im physikalischen Sinne des Wortes fest und elastisch. Nach ihrer morphologischen Bedeutung nenne ich sie formbestimmende oder formative Gebilde.

Zum Schluss benutze ich die Gelegenheit, um Herrn Prof. H. Eisig (Neapel), welcher mir beim Schreiben dieser Abhandlung in deutscher Sprache viel geholfen hat, meinen großen Dank öffentlich zu sagen. [73]

Neapel, Zoologische Station. Juni 1903.

---

1) S. z. B. Bütschli, Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 11, 1901, p. 513—514 und 546.

2) Rhumbler, L. Ergebnisse d. Anat. u. Entw., Bd. 8, 1898, p. 566.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Oktober 1903. № 21.

Kritisches und Polemisches.

Von Hans Driesch.

IV. Zur Verständigung über die „Entelechie".

Eine Fortsetzung meines Artikels „Anhänger und Gegner der Lehre von der Autonomie der Lebensvorgänge"[1]) soll dieser Aufsatz sein. Vergleiche ich die wissenschaftliche Lage zu jener Zeit, als der genannte Artikel geschrieben ward, mit der heutigen Lage, so kann mir nicht entgehen, dass die Einsicht von der Selbstgesetzlichkeit des Lebens stark an Boden gewonnen hat. Und es liegen nur anderthalb Jahre zwischen jenem und diesem Aufsatz.

Ich habe mich heute beinahe nur mit Anhängern meiner Auffassungen vom Leben auseinanderzusetzen, und wo Gegner in Frage kommen, glaube ich zeigen zu können, dass Gegnerschaft hier nicht notwendig wäre. „Zur Verständigung" ist deshalb dieser Aufsatz überschrieben worden: es handelt sich nicht um eigentlichen Kampf, es handelt sich vielmehr um eine Art von Ausgleich.

Nur solche Kundgebungen anderer Forscher, welche ausdrücklich die Entelechiefrage in umfassenderem Maße auf naturwissenschaftlichem Boden[2]) behandelten, sollen hier zur Erörterung

1) Biol. Centralbl. 22, 1902, p. 439.

2) Ich schalte also die — übrigens im wesentlichen zustimmende — Besprechung v. Hartmann's (Gegenwart 1902, Nr. 27) ausdrücklich aus. Auf die mir erst nachträglich bekannt gewordene Verwandtschaft meiner Ansichten zu einem Teil des Anschauungskomplexes dieses Philosophen wies ich in der Vorrede

kommen; Gelegenheitsäußerungen und Einwendungen speziellen Charakters werden besser an anderem Orte gelegentlich behandelt, soweit sie nicht schon kritisch beurteilt worden sind.

Nur der Vollständigkeit halber sei also hier nochmals[1]) erwähnt, dass mir die von Boveri aufgeworfene und angeblich im zweiten Sinne entschiedene Frage nach Gleichheit oder Ungleichheit der Chromosomen, entgegen der Ansicht dieses Forschers[2]), mit der Entelechielehre, und im besonderen mit meinen beiden ersten Beweisen derselben gar nichts zu thun zu haben scheint.

Nur der Vollständigkeit halber nenne ich ferner an dieser Stelle Weismann[3]), dessen Wendung von einer „vitalen Bindung der Determinanten" ich wohl als ein gewisses, obschon unanalysiertes Zugeständnis an meine Auffassung anzusehen berechtigt bin. Auch Child's Ansicht von einer „mechanischen Regulation"[4]) kann hier nur gestreift sein, um so mehr, als sie, soweit ich hier recht verstehe, nach Ansicht ihres Urhebers nur Spezielles erklären und nicht etwa andere, für andere Fälle ersonnene Auffassungen überflüssig machen soll; und derartige Dinge gäbe es wohl noch mehr.

Auch auf Fischel's Ansichten[5]) brauche ich hier nicht einzugehen, aus dem Grunde, weil eine „Verständigung" hier eigentlich bereits vorliegt und eine Zustimmung ausdrücklich ausgesprochen worden ist.

So sollen es denn vor allem vier Forscher sein, mit deren Aeußerungen eine Erörterung gepflogen werden soll: Ich beginne mit Moszkowski's Besprechung meiner „Organischen Regulationen"; hier giebt es keine Differenzpunkte wesentlicher Art, sondern gilt nur Missverständnisse zu beseitigen. An zweiter Stelle erörtere ich die mir nahe verwandten Ansichten von Noll und K. C. Schneider; an dritter Stelle werde ich zu zeigen versuchen, dass die mannigfachen Versuche von Klebs sich sehr wohl mit meinen Auf-

---

zu meiner „Seele" hin. Dass ich mich mit v. Hartmann's transcendentalem Realismus — bei Zugestehen seiner inneren Folgerichtigkeit — nicht befreunden kann, sondern durchaus „unmetaphysisch" bleibe, thut der genannten Verwandtschaft keinen Abbruch.

1) Hierzu Driesch, Ergebn. d. Anat. u. Entw., XI, für 1901, p. 839.

2) Boveri, Verh. phys. med. Ges. Würzburg, N.F., 35, 1902, p. 67.

3) Weismann, Vorles. üb. Descendenztheorie, Jena 1902.

4) Child, Arch. Entw.-Mech. 15.

5) Fischel, Verh. Deutsch. Path. Gesch. V, 1902 (1903), p. 255. Ich hätte gegen Fischel nur zu bemerken, dass „Teleologie" im Verhältnis zu „Vitalismus" der weitere Begriff ist. Jeder „Vitalismus" ist also teleologisch. An einen „bewussten" Zweck ist dabei selbstverständlich nicht zu denken. Das Wort „teleologisch" ist rein deskriptiv und bezeichnet alles, was notorisch immer zu einem typisch komplizierten Ende führt (vergl. meine Begriffe der statischen und dynamischen Teleologie).

fassungen vom Leben vertragen und dass keine Gegnerschaft zwischen uns zu bestehen braucht.

Ehe ich aber meine kritische Arbeit beginne, sei mir eine allgemeine Bemerkung gestattet: Es handelt sich bei allen Differenzen und Aehnlichkeiten ganz vorwiegend um meine Schrift „Die organischen Regulationen“ [1]), denn auf meine „Seele“ [2]) ist bei der kurzen Zeit, die seit ihrem Erscheinen verflossen ist, naturgemäß noch kaum Bezug genommen worden. Da ist denn wohl die Bemerkung ganz besonders angebracht, dass meine „Organischen Regulationen“ in ihrem ersten Teil (A.), der auch als „deskriptiver“ überschrieben ist, durchaus und lediglich deskriptiv sind. Auch die Worte „teleologisch“ und „regulativ“ kommen daselbst durchaus nur deskriptiv zur Anwendung, wie ausdrücklich bemerkt ist.

Man hat das nicht immer beachtet und hat mir, z. B. in Sachen morphologischer Adaptation an Aeußeres, angebliche Beweisversuche einer Autonomie untergelegt, wo ich nur Thatsachen ohne jegliches Theoretisieren zu beschreiben versuchte.

Nur im zweiten Teil meiner Schrift (B.) habe ich theoretisiert, aber ganz vorwiegend war das eine analytische Arbeit, und die Autonomie der Lebensvorgänge wirklich bewiesen zu haben behaupte ich nur an zwei Punkten und für nur zwei Phänomenreihen. In meiner „Seele“ ist das ausdrücklich hervorgehoben und ist sehr scharf zwischen Beweisen und Indizien unterschieden worden; letztere können günstigenfalls Ausgangspunkte künftiger Beweise sein.

Und nun noch ein Wort über meine Beziehung zu einem älteren Forscher, zu Fechner, auf den ich gesprächsweise wiederholt hingewiesen worden bin. Erst jetzt habe ich ihn kennen gelernt; so sympathisch hier die Persönlichkeit zu einem spricht: nützen für meine Bestrebungen kann mir Fechner gar nichts. Gerade das, was mir im Ergebnis verwandt klingen könnte, ist durchaus unkritisch und unanalytisch hingesetzt [3]). Alles ist Gefühlsäußerung, kein Denkergebnis; man weiß selten, was eigentlich, was bildlich gemeint ist.

Dass mir an meiner Denkmethode mehr liegt als selbst an den mit ihrer Hilfe gewonnenen Resultaten, mag denn also am Beschlusse dieser Einleitung nochmals und immer wieder betont sein.

---

1) Leipzig, Engelmann 1901.

2) Leipzig, Engelmann 1903.

3) Es wird ferner bei Fechner durchaus nicht klar, ob bei seiner „Beseelung“ an einen unbestimmt gefassten metaphysischen „Parallelismus“ — also einen „psychophysischen Parallelismus“ weitesten Sinnes — oder ob an die „Seele“ als „elementarer Naturfaktor“ gedacht ist.

Moszkowski[1]) hat meine Schrift kritisch besprochen; er stimmt ihrem wesentlichen Gedankengang und ihren Schlüssen zu, nicht immer jedoch der Form ihrer Beweise und ihres Ausdrucks. Es scheint mir, dass sich die meisten unserer Differenzen, ganz abgesehen davon, dass sie ja Nebendinge betreffen, als Wortstreite nachweisen lassen, dass aber eine Verständigung hier sehr wohl möglich ist.

Mein Kritiker eifert (p. 431) gegen den bei Gelegenheit des „zweiten Beweises“ gethanen Ausspruch, dass die Entelechie sich teile und doch ganz bleibe; was sich „teile“, sei nur der Kern. Mir scheint, dass dieser hier gar nicht logisch in Frage kommt; ich wählte den Ausdruck zum unmittelbaren Zwecke des Absurditätsnachweises der Maschinentheorie. Dass im fraglichen Falle gewisse Dinge sich teilen und dabei in gewisser Hinsicht, nämlich ihrer „Potenz“ nach, die eben darum eine „Entelechie“ und keine Maschine ist, ganz bleiben, ist doch außer Frage.

Ferner werden meine Begriffe des harmonisch- und des komplex-äquipotentiellen Systems für überflüssig oder doch für höchstens nur deskriptiv bedeutungsvoll erklärt (p. 432f.). Das klingt zunächst seltsam seitens eines Kritikers, der doch die mittelst dieser Begriffe geführten Beweise anerkennt. Es soll wohl gemeint sein, dass an und für sich durch Aufstellung der genannten Begriffe noch keine Einsicht gewonnen sei. Das ist ja richtig, und in diesem Sinne sind die Begriffe natürlich nur deskriptiv. Aber sie sind analytisch-, nicht „kollektiv“-deskriptiv, wie auch die Begriffe Energie, Entropie, Potential u. s. w., und darum sind sie doch eine notwendige Vorstufe für wirkliche Einsichtsgewinnung.

Wenn das komplex-äquipotentielle System kein „System“ sein soll (p. 435), weil ihm „organischer Zusammenhang“ fehlt, so ist das wohl ein Wortstreit. Ich habe jedenfalls das Recht, zu Definitionszwecken „System“ zu nennen, was ich will, und genetisch haben die komplex-äquipotentiellen „Systeme“ ja gerade einen sehr bedeutsamen Zusammenhang.

Dieselbe Freiheit in Definitionssachen nehme ich z. B. für den Begriff des „Fertigseins“ und Verwandtes in Anspruch; die Alternative „falsch“ oder „richtig“, kommt hier also nicht in Frage (p. 440).

Dass meine sekundären Potenzen mit Weismann's Ersatzbiophoren u. s. w. eine gewisse logische Verwandtschaft haben (p. 438), gebe ich zu: aber Weismann hypostasiert, ich begnüge mich mit dem bloßen Begriff des Möglichseins. Das, scheint mir, ist ein wichtiger Unterschied.

Alles „sekundär“ Regulatorische, sei es hypothetisch oder rein logisch formuliert, reizt nun Moszkowski ganz besonders zu

1) Biol. Centralbl. 23, 19. Bd., p. 427.

Widerspruch, und er glaubt überhaupt die Entbehrlichkeit dieses Begriffes aufzeigen zu können: bei der Annahme, dass überall im Körper embryonales[1]) Gewebe existiere, seien alle Regenerationen nichts anderes als Entwicklungen überhaupt und die Trennung zwischen primärer und sekundärer Formbildung (die sich übrigens in meiner Fassung bekanntlich nicht ganz mit Roux' „direkter" und „indirekter" Entwicklung deckt), sei überflüssig (p. 440ff.).

Moszkowski denkt wohl immer nur an die echte Sprossungsregeneration, und zwar hier wieder an einen besonders schematischen Fall, an die Wiederbildung eines Beines bei *Triton*. Hier möchte es am Ende noch so scheinen, als geschähe das Ersatzgeschehen in genauer Kopie normal-ontogenetischer Vorgänge.

Aber schon in vielen anderen Regenerationsfällen, wobei man gar nicht einmal an die Regeneration des Eingeweidesackes vom Kiemenkorb der *Clavellina* und an ähnliche komplizierte Fälle zu denken braucht, stimmt solches handgreiflich nicht, und wie steht es nun gar mit solchen Restitutionen, die keine echten Regenerationen sind! Bei gewissen Restitutionen an *Tubularia* und *Clavellina* werden notorisch schon differenzierte Zellen zunächst entdifferenziert; die Blattadventiva bei Pflanzen gehen, wie jüngst Winkler[2]) wieder besonders deutlich zeigte, von wohl differenzierten Epidermiszellen aus. Davon also, dass nur rein „embryonales", gewissermaßen übrig gebliebenes Gewebe Restitutionen leiste, ist gar keine Rede und davon, dass die Restitution stets das embryonale Geschehen kopiere, auch nicht.

Auch stimmt es, und zwar sogar für das einfache Beispiel des Tritonbeines, nicht, dass hier durch die Operation „ein Zustand gesetzt werde, wie er vor der Herausdifferenzierung des Beines bestand" (p. 441). Gerade die atypischen Ausgangspunkte sind von Forschern der verschiedensten Richtung (z. B. auch von Roux) stets als besonders charakteristisch für wahres Regulationsgeschehen angesehen worden.

In lokaler, typischer und cellulärer Hinsicht ist also Restitutionsgeschehen von normaler Formbildung meist sehr verschieden.

Aber würde nicht, selbst wenn das Gesagte nicht gelten würde, Moszkowski selbst bei seiner Auffassung der Sachlage doch „sekundärer Potenzen" benötigen? Warum bleiben denn eine Anzahl von Zellen „embryonal"? Dass solches gleichsam „zufällig"

---

1) Moszkowski hat (p. 443) das von mir verwendete Wort „meristisch" missverstanden. Dieser, den Begriff „metamer" umfassende, aber weitere Ausdruck ist 1894 von Bateson (Materials for the Study of Variation) geschaffen worden und bezeichnet die Zusammensetzung eines Gebildes aus mehrfachen Unterteilen. Deshalb also nannte ich die Anneliden (übrigens nicht *Clavellina* etc.!) „meristisch".

2) Ber. Bot. Ges. 21, 1903, p. 96.

sei, ist doch wohl ein ungeheuerlicher Gedanke angesichts der Regelmäßigkeit der Regulationen bei einer gegebenen Spezies. Ist es aber nicht „zufällig", so sind eben gewisse Elemente „für" eventuelle Restitutionsleistungen von vornherein reserviert worden, und von ihnen sagt dann unsere Terminologie, dass sie mit „sekundären" Potenzen ausgestattet seien.

So würde also Moszkowski sogar bei Zulässigkeit seines Regenerationschemas sekundäre Potenzen brauchen, und da nun dieses Schema nur für wenige Regenerationsfälle und für diese nicht einmal völlig zutreffend gilt, so braucht er sie natürlich erst recht.

Dass manche, oberflächlich betrachtet, als „Regulationen" imponierenden Phänomene nicht eigentlich wahre Regulationen, d. h. den Rahmen des ontogenetisch Formbildenden überschreitende Leistungen sind, ist bekanntlich meine eigene Ansicht. Ich zähle z. B. die Ganzentwicklung isolierter Blastomeren, etwa bei Echinodermen, Medusen, Amphioxus, Nemertinen, dahin, mit Ausnahme lediglich der zu postulierenden intimen Umordnungsvorgänge des Eibaues vom „Halben" zum „Ganzen", und rede in solchem Falle von „primärer", d. h. in der Wirksamkeit der ontogenetischen Faktoren selbst gelegener Regulationsfähigkeit[1]).

Aber selbst hier bildet, wie gesagt, ein, wenn auch nur kleiner und dazu hypothetischer Teil der Phänomene eine Ausnahme, und bei Restitutionen höheren Grades ist, abgesehen vielleicht von gewissen Effekten problematischer richtender Reize, primär-regulatorisch so gut wie gar nichts: das Restitutionsgeschehen pflegt meist an abnormer Oertlichkeit, unter abnormem Rhytmus und mit abnormen Mitteln zu verlaufen. Dass das Resultat doch normal wird, ist eben das Wunderbare dabei, obwohl diese Thatsache an und für sich noch nicht genügend analysiert erscheint, um sie für einen „Beweis" der Lebensautonomie auszugeben.

Doch beenden wir diese Erörterung, die wir so lang nur deshalb gestalteten, da sie eigentlich den einzigen Punkt betrifft, in dem Moszkowski wesentlich von meinen Ansichten abweicht.

Dieser Punkt aber betrifft gar nicht die Entelechielehre als solche.

„Im Gegensatz" zu mir, sagt nun aber mein Kritiker, verlege er die Entelechie in den Kern (p. 446). Ich kann dem nur entgegnen, dass ich die Entelechie gar nicht in irgendwie spezifischer Weise „verlegt" habe.

So sind denn schwer wiegende Differenzpunkte zwischen unseren Ansichten wohl überhaupt nicht vorhanden. —

---

1) S. vornehmlich Arch. Entw.-Mech. 3, 1896, p. 377 u. Ergebn. d. Anat. u. Entw. VIII, für 1898, p. 718.

Moszkowski hat seine Ansichten über Lebensvorgänge in unmittelbarem Anschluss an meine Gedankengänge, ja als Besprechung einer meiner Schriften mitgeteilt.

Wir haben uns jetzt einer kleinen Gruppe von Forschern zuzuwenden, welche auf eigenen Bahnen zu Resultaten gelangt sind, welche meinen Denkergebnissen sehr ähnlich, wenn nicht identisch mit ihnen sind. Ich glaube zeigen zu können, dass solches in noch höherem Maße der Fall ist, als diese Forscher selbst denken, ja dass alles, was etwa an ihren Ansichten einer kleinen Aenderung oder Vervollständigung bedarf, zu noch größerer Anähnlichung an meinen Gedankenkreis führen muss.

Ich beginne mit der Erörterung der Ansichten von F. Noll[1]), welche uns in ziemlich weit analysierter Form vorliegen.

Verschiedene Thatsachenreihen führten Noll zur Aufstellung des Begriffes der „Morphästhesie", d. h. der „Empfindung" der Lage- und Strukturverhältnisse der Teile des eigenen Körpers. Ursprünglich war er zu seinem Begriff durch das Studium der Entstehung und Eigenkrümmung von Seitenwurzeln an künstlich gekrümmten Mutterwurzeln gelangt[2]); die Erscheinungen des sogenannten Autotropismus und der Exotrophie, sowie Verwandtes, hatten sich demselben Begriff unterstellen lassen. Von einer ganz anderen Seite her ergab sich dessen Bedeutsamkeit durch das Studium gewisser Phänomene an Siphoneen.

Das embryonale Plasma am Scheitel dieser Organismen ist in steter Bewegung; es vermag sich in somatisches Plasma umzuwandeln und sich umgekehrt aus solchem zu ergänzen. Nun wird aber durch die „Rhytmik" der Gestaltungsvorgänge eine „Permanenz der substantiellen Grundlage" derselben logisch gefordert (p. 401 f.). Die embryonalen Plasmamassen als solche können eben wegen der gebildeten Verhältnisse eine solche Grundlage nicht liefern; was liefert sie? Es bleibt nichts übrig, als der Hautschicht diese entscheidende Rolle zuzuschreiben.

Schon bei den Tropismen, ferner bei den Durchlässigkeitsvorgängen (Pfeffer) kommt dieser Hautschicht eine in bestimmtem Sinne ausschlaggebende Rolle zu: sie recipiert die Spezifität der Reize und bestimmt das Spezifische der Reaktion.

Es ist ihr also jetzt noch eine neue Funktion zuzusprechen: die Hautschicht „empfindet" die Formverhältnisse des Organismus; diese aber äußern sich bei nackten Protoplasten ohne weiteres als Spannungen der Oberflächen, als „Formspannungen", bei behäuteten als Kohäsionsspannungen innerhalb der Hautschicht.

Wir würden die Worte „empfinden" und „wahrnehmen", ob-

---

1) Noll, Landw. Jahrb. 1900, p. 361.
2) Biol. Centralbl. 23, 1903, p. 281.

schon Noll uns sagt, dass sie „natürlich nicht subjektiv" gemeint seien, hier lieber durch indifferentere Worte ersetzt sehen; diese Worte entbehren bekanntlich, auf Objekte angewandt, eines erkenntniskritisch klaren Sinnes[1]) und dürfen höchstens der Kürze des Ausdruckes zu Liebe angewandt werden, was uns hier aber nicht notwendig zu sein scheint. Sprechen wir also lieber von Reception.

In den verschiedenen absoluten Krümmungen der Oberflächen sind bei nicht vollkommen kugeligen Organen ohne weiteres verschiedene, den verschiedenen Körperteilen entsprechende recipierbare Reize gegeben. Auf sie reagiert die Hautschicht mit Leistung des allemal an diese Stelle Gehörigen.

Es ist klar, dass die Anschauung Noll's, soweit sie bis jetzt skizziert wurde, sich noch nicht ohne weiteres mit unserer Entelechielehre deckt, es ist aber andererseits klar, dass sie noch einiger wesentlicher Ergänzungen bedarf, soll sie wirklich eine allgemeine, alle Formphänomene an Organismen deckende biologische Theorie bedeuten.

Mit der Form„empfindung", also der Formreception, sagt Noll, seien zugleich Formreize gegeben. Es fragt sich nun, was hier eigentlich gereizt, d. h. zur Leistung angeregt wird. Hier müssen wir speziell bei Siphoneen doch wohl an das embryonale Plasma als an ein allgemeines Magazin gleichsam von Fähigkeiten denken: durch die Spezifität des Körperreizes also an einem bestimmten Ort wird an eben diesem Ort unter vielen möglichen Reaktionen eine realisiert. (Fortsetzung folgt.)

Descendenztheoretische Streitfragen,

eine Rechtfertigung meiner Kritik der Schrift von Prof. Jaekel „Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung"

von **Prof. L. Plate, Berlin.**

(Fortsetzung.)

Ehe wir nun die Beispiele, welche Jaekel anführt, betrachten und prüfen, ob sie wirklich für orthogenetische Veränderungen sprechen, seien zuvor noch einige allgemeine Bemerkungen eingeschaltet. Orthogenese ist eine bestimmt gerichtete, d. h. nur nach einer oder nach wenigen Richtungen fortschreitende Evolution, welche ohne das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl zu stande kommt. Eimer betont immer und immer wieder, fast bis zur Ermüdung des Lesers, dass bei der Transformation der Schmetterlingsflügel in Färbung und Zeichnung Se-

---

1) S. meine „Seele", § 20 u. 48.

lektion nicht mitgespielt hat, obwohl trotzdem bei den Blattschmetterlingen das höchste Maß einer Anpassung erzielt wurde. Daraus folgert er immer wieder die „Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl", ist aber so inkonsequent, an anderen Stellen zuzugeben, dass Selektion eine nützliche Bildung zu fördern vermag, woraus doch folgt, dass sie nicht ganz „ohnmächtig" ist. Jedenfalls ist klar, dass nur dann ein Beispiel für Orthogenese vorliegt, wenn der Nachweis erbracht ist, dass Selektion ausgeschlossen oder wenigstens unwahrscheinlich ist. Im Gegensatz zur Orthogenese steht Orthoselektion[1]), d. h. eine geradlinige Evolution, bei der durch Selektion das phyletische Fortschreiten bewirkt wird. Der Effekt ist in beiden Fällen der gleiche, nur der Weg, das Wie, ist verschieden, indem bei Orthogenese durch den Zwang der äußeren Faktoren alle Individuen der betr. Art (mit Ausnahme der Krüppel und der katastrophal Eliminierten) sich dem Ziel nähern, bei Orthoselektion nur wenige, nämlich die günstigen Variationen. Man kann also über Orthogenese gar nicht sprechen, ohne das Wie in Betracht zu ziehen, und wenn Jaekel, wie er selbst zugiebt, dieses Wie nur „nebenbei" berührt, so beweist er damit, dass er den Begriff der Orthogenese nicht verstanden hat. Wenn man Jaekel's Beispiele liest, muss man glauben, er verstehe unter Orthogenese jede geradlinige Evolution, gleichgültig, wie sie zustande kommt. Dann wäre mit andern Worten jede Evolution orthogenetisch, denn eine Zickzackevolution giebt es überhaupt nicht. Wie man ein Haus nicht aufbauen kann, indem man den Grundriss beständig verändert und dieselben Mauern bald einreisst, bald wieder herstellt, bald dicker, bald dünner macht, so kann auch die Natur kein Ziel erreichen, kein Organ aus einfachsten Anfängen aufbauen, wenn sie nicht eine gewisse Zeit in derselben Richtung wirkt. Jede phyletische Entwickelung bedeutet daher ein zeitweises Beharren in derselben Richtung; dieser Satz ist so selbstverständlich, dass man für seinen Inhalt kein besonderes Fremdwort nötig hat. Trotzdem aber schreibt Jaekel: „Als orthogenetisch möchte ich also durchlaufende Aenderungen bezeichnen, die einen Formentypus schrittweise umgestalten, gleichgültig, ob eine solche den ganzen Organismus oder einzelne Organe betrifft, und ob diese Aenderungen die Gesamthöhe der Organisation heben oder sinken lassen." Nehmen wir diesen Satz einmal an, dann beruht jede Transformation, jede Formenreihe auf Orthogenese, — es sei denn, dass man besonderen Nachdruck auf das Wort „schrittweise" legt und sprungartige Aenderungen ausschliesst, was jedoch unlogisch

1) Diesen Begriff habe ich zuerst in der Neuauflage meiner Selektionsschrift p. 187 aufgestellt. Eine besondere Art der Auslese ist nicht damit gemeint, sondern es soll nur der phyletische Effekt, den die Selektion in vielen Fällen hat, gekennzeichnet werden.

wäre, da ein Sprung ebensogut die einmal eingeschlagene Richtung fortsetzen kann wie ein Schritt —, denn ein zeitweiser Wechsel der Richtungen und eine Spaltung derselben wird auch von Jaekel zugegeben. Jaekel's Orthogenese wäre dann ein saft- und kraftloser Begriff, ein Wort, das so klingt, als ob eine wissenschaftliche Erkenntnis ihm zu Grunde läge und das doch weiter nichts als eine Selbstverständlichkeit bezeichnet. Diese Verflachung des Begriffs der Orthogenese durch Jaekel muss ich bekämpfen und an seine Beispiele den Maßstab anlegen, welcher aus der Eimer'schen Begriffsbestimmung folgt unter Anerkennung der nur scheinbaren Jaekel'schen Aenderungen, die oben bereits besprochen wurden. Wir werden also zu prüfen haben, ob die Jaekel'schen Beispiele derartig sind, dass Selektion béi ihrer Entstehung voraussichtlich keine Rolle gespielt hat, sondern dass sie zurückzuführen sind entweder auf den direkten Einfluss äußererer Faktoren (Klima, Nahrung etc.) oder auf andauernden Gebrauch. Von allen seinen Beispielen (p. 10—15) für Orthogenese scheint mir nur eins zu passen, die Entstehung des Pferdefußes, welche ich mit Jaekel im Lamarck'schen Sinne auffasse. Alle übrigen Beispiele betreffen passive Anpassungen, die nur durch Selektion erklärt werden können. Wenn bei den Melocriniden die Nebenfinger vom Kelch auf die Hauptfinger hinaufrücken und diese sich verstärken, und wenn bei den Taxocriniden gewisse Armäste besonders groß werden und andere dafür zurücktreten, so wird in beiden Fällen die nahrungspendende Fläche vergrößert. Der Gebrauch der Arme an sich als Strudelapparate kann diese Veränderungen nicht veranlasst haben; ebensowenig können wir annehmen, dass irgend ein besonderer Nahrungsbestandteil oder eine Schwankung der Wassertemperatur eine so komplizierte Kette von Umgestaltungen hervorrufen konnte. Also bleibt nur die Erklärung durch Selektion übrig. Wie die Brachyuren aus den Macruren sich entwickelt haben, ist an dem fossilen Material zur Zeit noch nicht genau erforscht. Soweit man aus dem biologischen Verhalten hierüber urteilen kann, scheint mir die Brutpflege, d. h. der Schutz der Eier durch das umgeschlagene Abdomen hierbei maßgebend gewesen zu sein. Manche trächtige Macruren schlagen den Hinterleib schon ein gutes Stück nach vorn. Je mehr die Eier zwischen Thorax und Abdomen zu liegen kommen, desto besser sind sie von oben und unten geschützt. Auch in diesem Falle lässt sich wohl nur Selektion als treibendes Moment ansehen, zumal ja jenes Schutzbedürfnis bei den Männchen wegfällt. Dasselbe gilt für die allmähliche Verbesserung der Zähne, da ja diese durch andauernden Gebrauch oft genug schlechter werden und die in der Haut verborgenen Zahnkeime jedenfalls durch ihn nicht beeinflusst werden können.

Obwohl nun diese Beispiele sicherlich die denkbar ungeeignetsten

sind, um eine Lanze für den Lamarckismus zu brechen, versucht Jaekel trotzdem in dem Abschnitt über die „Allgemeine Bedeutung der Orthogenese“ sie im Sinne Lamarcks zu erklären. Da nun bei ihm jede Formenreihe, welche eine bestimmte Richtung einhält, orthogenetisch ist, so heisst das mit anderen Worten, keine derartige phyletische Entwickelung entsteht „durch zufällige Variation und zwingende Auslese“, sondern so, dass „jeder Teil sich gemäß seiner Funktion bildet“. P. 22 fasst er seine Ansicht so zusammen: „Ich wollte durch diese Darstellungen darauf hinweisen, dass orthogenetische Entwickelungsprozesse eine allgemeine Verbreitung in der organischen Welt haben, dass sie, unabhängig von Artbildungen, die Generationen durchlaufen und auf einem durchaus subjektiven Wege eine Vervollkommnung der geweblichen Anlagen herbeiführen. Unter den normalen Verhältnissen einer individuellen aktiven Bethätigung wird dadurch ein allgemeiner Fortschritt in der Organisation und die Erreichung eines dem Typus nützlichen Zustandes der Ausbildung bewirkt werden.“ Einige Seiten weiter (p. 32) bei Besprechung epistatischer Prozesse werden wir wiederum von Jaekel belehrt: „Den Organismen werden von keinem unsichtbaren Agens, und mag dies selbst Selektionsprinzip heissen, Qualitäten auf Vorschuss geliefert; was sie haben, haben ihre Vorfahren oder sie selbst sich erwerben müssen. Bei jeder formalen Aenderung ist also die Funktion das Primäre, die Form das Sekundäre.“ Und auf der letzten Seite lesen wir: „Indem wir zum Fundamentalsatz erheben, dass die Form der Ausdruck ihrer Funktion ist, wobei Form sowohl wie Funktionen im phylogenetischen Strome zu betrachten sind, dann erst kommt Leben in die starre Form und die Beurteilung ihrer Aenderungen.“ Deutlicher und einseitiger kann man für den Lamarckismus wohl nicht gut eintreten, und da unser Autor noch an manchen anderen Stellen sich direkt gegen das Selektionsprinzip ausspricht, war ich gewiss berechtigt zu der Behauptung, die Jaekel'sche Schrift sei „von einem so ausschließlich Lamarck'schen Standpunkt aus geschrieben, dass sie viele Bedenken erregt“. Wie verteidigt sich darauf Jaekel in seiner Erwiederung?

Er schreibt: „Plate leitet seine Gegnerschaft schon mit einem bezeichnenden Gewaltakt ein; er stülpt mir einfach den Helm Lamarck's auf und stempelt mich zu einem im Parteikampf voreingenommenen Menschen, während ich doch deutlich alle derartigen Erörterungen (sic!) beiseite setzte, selbst die Namen Darwin's und Lamarck kaum nannte und nur den Wunsch kundgab, mich über sachliche Beobachtungen und deren unmittelbare Beurteilung mit den Fachgenossen zu verständigen.“ Später wirft er mir noch vor, ich hätte den Satz, dass „die Form der Ausdruck der Funktion“ sei, missverstanden. Als ob hier überhaupt etwas

misszuverstehen wäre. Mit solchen nichtssagenden Sätzen sucht Jaekel den Leser über das, was er selbst gesagt hat und was von mir getadelt wurde, in Unklarem zu lassen. Nun ich halte den Vorwurf, dass in den obigen Sätzen ein extremer Lamarckismus zum Ausdruck kommt, voll und ganz aufrecht, und will Jaekel zu seiner Beruhigung nur noch mitteilen, dass ich mir selbst den „Helm Lamarck's“ mit Vergnügen aufstülpe, aber nur da, wo er am Platze ist. Die Orthogenese, richtig aufgefaßt, als Gegensatz zur Orthoselektion und begründet mit der akkumulativen Wirkung äusserer Faktoren resp. der Uebung, ist ein durch und durch lamarckisches Prinzip, wie ich schon früher in der zitierten Arbeit ausgeführt habe, und zu tadeln ist daher nur, dass Jaekel ohne die genügende Kritik und Litteraturkenntnis jede auf ein bestimmtes Ziel zuschreitende Formenreihe zur Orthogenese stempelt und im Sinne Lamarck's erklärt.

Was nun Jaekel's Begründung des Lamarck'schen Standpunktes (p. 16, 17) angeht, so ist sie ebenso originell, wie irrig. Beim Lamarckismus wie beim Darwinismus handelt es sich in erster Linie um die Erklärung der Anpassungen, welche ersterer auf die Wirkungen des Gebrauchs resp. Nichtgebrauchs oder chemisch-physikalischer Reize, letzterer auf Selektion zurückführt. Jaekel geht nun davon aus, dass der Lebensprozeß mit einer beständigen Erneuerung des verbrauchten Materials Hand in Hand gehen muß. „Diese Erneuerung nun kann doch nur in der Weise geschehen, dass die Verdauungsorgane eine indifferente Nährsubstanz abgeben und es jedem Teil und Teilchen des Körpers überlassen, sich diese so zu assimilieren, dass sie sich ihm zum Ersatz des Verbrauchten einlagern kann. Wenn jeder Teil diese Fähigkeit haben muss — denn der Magen kann unmöglich jedem Teil sein spezifisches Ersatzmaterial, einer Retina dieses, einer Arterienwandzelle jenes Material eigens präparieren — dann ist es selbstverständlich, dass sich jeder Teil das Ersatzmaterial so einlagert, wie und wo er es verbraucht hat, dass also mit andern Worten jeder Teil sich gemäß seiner Funktion bildet.“ Dieser Satz beweist gar nichts, weder für Lamarck noch gegen ihn, denn er klärt uns nicht im geringsten darüber auf, wie die Neubildungen entstehen. Die Thatsache, dass ein Muskel seinen Substanzverlust auszugleichen vermag, klärt uns nicht darüber auf, warum er bei angemessener Uebung nicht nur das verbrauchte Material ersetzt, sondern noch dazu ein Plus bildet, und umgekehrt bei Nichtgebrauch mit einem Defizit arbeitet. Auch der Roux'sche „Kampf der Teile im Organismus“ hilft hier nicht weiter, wie ich in meiner Selektionsschrift ausführlich gezeigt habe. Diese organische Elementareigenschaft der „trophischen Reizbarkeit“ ist überhaupt gegenwärtig unerklärbar. In jener Arbeit habe ich mich auch darüber ausgesprochen, wie

weit zur Erklärung der Anpassungen der Lamarckismus resp. das Selektionsprinzip genügt. Hier sei nur betont, dass das Assimilationsgesetz durchaus nicht beweist, dass „jeder Teil sich gemäß seiner Funktion bildet.“ Wie unrichtig dieser Satz ist, erhellt einfach daraus, dass Millionen von Bildungen erst funktionieren, nachdem sie entstanden sind, z. B. wenn eine Pflanze oder ein Krebspanzer Stacheln zur Verteidigung erhält, eine Speicheldrüse sich in eine Giftdrüse verwandelt oder ein Krebs zur Erhöhung seiner Fruchtbarkeit Parthenogenese oder Hermaphroditismus (Cirripedien) erwirbt, von Mimicrie, Blattschmetterlingen und ähnlichen komplizierten Anpassungen in Form und Farbe gar nicht zu reden. Solche passive Anpassungen bedürfen ebensosehr der Erklärung wie die Gebrauchswirkungen, und die Unzulänglichkeit des Lamarck'schen Prinzips tritt an ihnen sonnenklar zu tage. Hätte Jaekel nur behauptet, dass in vielen Fällen die Funktion die Form eines Organs schafft, so hätte er zwar nichts Neues gesagt, aber jedenfalls nichts Unrichtiges. Sein Fehler besteht darin, dass er den Lamarckismus in einseitigster Weise auf die Spitze treibt.

Auf p. 19 stellt er andere Behauptungen auf, die ich schon in meiner ersten Kritik als irrig bezeichnet habe. Drei Momente sollen sehr charakteristische Kennzeichen orthogenetischer Prozesse sein, erstens die „direkte Innehaltung der eingeschlagenen Richtung“, zweitens, dass „für jeden Fall auf gegebener Basis nur wenige Differenzierungswege möglich sind“, und drittens „die Wahrscheinlichkeit eines mechanisch konsolidierten Abschlusses des einzelnen Prozesses“. Was den ersten Punkt anbetrifft, so hob ich schon oben hervor, dass jede phyletische Entwicklung, welche überhaupt zur Ausbildung irgend eines neuen Organes oder einer irgendwie bemerkenswerten Eigenschaft, kurz zu einem Ziel führt, geradlinig verläuft. Es giebt keine Zickzackevolution in dem Sinne, dass etwa der Rollrüssel eines Schmetterlings entstehen konnte, indem die Maxillen bald länger, bald kürzer, bald dicker, bald dünner wurden. Man kann von einer nicht geradlinigen Evolution höchstens in dem Sinne reden, dass Seitenzweige abgegeben werden oder eine rückläufige Umbildung eintritt, etwa wie beim Parasitismus, aber auch dann ist der einzelne Seitenzweig in sich geradlinig, d. h. er verändert sich solange überwiegend nach einer oder nach einigen wenigen Richtungen, bis das betreffende Ziel erreicht ist. Dieser erste Punkt ist also keineswegs charakteristisch für Orthogenese, sondern gilt ebensogut für Orthoselektion. Der zweite Punkt, dass für jeden Fall einer orthogenetischen Umbildung nur wenige Differenzierungswege möglich sind, ist eine unbewiesene und überhaupt gänzlich unbeweisbare Behauptung. Wäre die Natur thatsächlich so in Fesseln gelegt, woher käme dann der außerordentliche Formenreichtum? Als die Teleostier vom Flachwasser aus

in die Tiefsee einzuwandern begannen, hatten sie sicherlich noch dieselbe Organisation wie die typischen Knochenfische. Niemand hätte damals ihnen ansehen können, welcher Reichtum an Entwicklungsmöglichkeiten in ihnen schlummerte. Trotz der monotonen Existenzbedingungen der Tiefsee hat allein der grimmige Kampf ums Dasein eine Fülle der seltsamsten Gestalten aus ihnen erzeugt und die merkwürdigsten Organe, wie z. B. Teleskopaugen, Leuchtorgane, bewegliche Köderanhänge und enorm verlängerte, zum Tasten dienende Flossenstrahlen hervorgerufen. Welche Mannigfaltigkeit von Organen ist ferner aus der Haut der Wirbeltiere hervorgegangen, Haare, Hörner, Hufe, Krallen, Schuppen, Federn u. dgl. Daraus folgt, dass wir nie behaupten dürfen, „dass für jeden Fall auf gegebener Basis nur wenige Differenzierungswege möglich sind." Wenn wir unsere phylogenetischen Stammbäume aufstellen, so sind wir freilich immer nur imstande, verhältnismäßig wenige Hauptlinien von einer Stammform abzuleiten. Aber daraus folgt nicht, dass nicht noch sehr viel mehr Seitenäste von derselben entsprungen sind. Phyletische Rekonstruktionen sind ja nur dann möglich, wenn zahlreiche Arten dieselbe Evolutionsbahn beschritten haben, aber dabei auf verschiedenen Etappen des Weges stehen geblieben sind, sodass der Weg eben aus diesen Etappen zu erschließen ist. Dies trifft aber nur für die Hauptlinien, nicht für die zahlreichen nur von einer Art oder Gattung eingeschlagenen Nebenlinien zu. Jaekel's Behauptung ist also in ihrer allgemeinen Form irrig und ferner liegt auf der Hand, dass sie mit Orthogenese an sich nichts zu thun hat, sondern, wenn sie für einzelne Fälle zutrifft, so gilt sie für jede Art von Evolution, denn auch die Selektion wird in manchen Fällen nur eine gewisse Zahl von Wegen zur Verfügung haben, da ein Organ von bestimmter Höhe der Ausbildung sich nicht nach jeder Richtung verbessern lässt. Deshalb braucht diese Zahl aber nicht klein zu sein. Nach wie vielen Richtungen kann sich z. B. ein typisches Wirbeltierauge vervollkommnen. In der Sclera können knorplige oder knöcherne Schutzplatten auftreten, die Chorioidea kann ein Tapetum lucidum entwickeln, die Retina kann sich in ihren einzelnen Schichten vervollkommnen, der Akkomodationsapparat kann verbessert werden und die Nebenapparate (Lider, Drüsen, Muskeln) sind steigerungsfähig. Die Tiefseefische allein beweisen, welche Fülle von Verbesserungen am Auge möglich waren. Wie kommt also Jaekel dazu, der Natur ein solches Armutszeugnis auszustellen? Zuzugeben ist nur, dass die Konstitution eine gewisse Beschränkung auf die Zahl der möglichen Differenzierungswege ausübt; „ein Maikäfer kann keine Wirbelsäure bilden", ein Beispiel, das ich hier absichtlich aus meiner Kritik zitiere, wo es in demselben Zusammenhange gebraucht wurde, weil es zeigt, mit welchen Waffen mein Gegner,

anstatt auf meine Argumente einzugehen, operiert: er nennt dieses Beispiel eine „ganz unsinnige Vergleichsvorstellung", durch welches ich mich „sehr erheblich" „von dem wissenschaftlichen Niveau" seiner Ausführungen entfernt hätte.

Ebenso unrichtig ist das dritte Charakteristikum, welches nach Jaekel der Orthogenese zukommen soll, „die Wahrscheinlichkeit eines mechanisch konsolidierten Abschlusses des einzelnen Prozesses." Mit „Wahrscheinlichkeiten" und „Möglichkeiten" soll eine wissenschaftliche Naturforschung, falls sie nicht auf mathematischem Wege statistisches Material analysiert, überhaupt sich nicht abgeben. Wann und ob ein phylogenetischer Prozess zum Abschluss gekommen ist, läßt sich nie mit Sicherheit angeben, und ob der scheinbare Abschluss „mechanisch konsolidiert" war, oder durch chemische oder sonstige Faktoren herbeigeführt wurde, dürfte selbst Jaekels kühner Phantasie spotten. Wer will behaupten, dass die Stoßzähne des Elefanten schon ihr Maximum erreicht haben, da sie doch vielleicht später, wie beim Mammuth, sich halbkreisförmig nach oben krümmen könnten. Ist einmal ein excessiver Zustand erreicht worden, so braucht nicht immer die Art auszusterben, sondern Hand in Hand mit veränderter Lebensweise kann eine Rückbildung eintreten. Jaekel selbst giebt uns hierfür ein Beispiel, indem er die *Selache maxima* trotz ihrer kleinen Zähne ableitet von dem mit riesigem Gebiss versehenen, im Pliocaen ausgestorbenen *Carcharodon megalodon*. *Selache maxima* ist nämlich ein Planktonfresser geworden, was Jaekel nicht zu wissen scheint, daraus erklärt sich, wie bei den Walen, die riesige Größe und die Rückbildung der Zähne. Wenn also das Schloss der Trigonien seit der Trias und bei Nucula seit dem Devon sich nahezu gleich geblieben ist, so folgt daraus nicht, dass damit nun ein für alle Mal ein Abschluss, ein phyletischer Stillstand eingetreten ist. Sobald die äußeren Verhältnisse die Art zu einer veränderten Lebensführung zwingen, kann auch in diesem Organ die Evolution wieder beginnen. Endlich sei noch betont, dass auch dieser ganze Gesichtspunkt nicht, wie Jaekel behauptet, für Orthogenese charakteristisch ist, sondern für jede Art von Evolution gelten würde, wenn er richtig wäre.

Aus dem Gesagten geht wohl zur Genüge hervor, dass Jaekels Ausführungen über Orthogenese völlig verfehlt sind, was sich einfach so erklärt, dass er auf Grund ganz unzureichender Litteraturstudien über eine Sache schreibt, deren Begriff er noch nicht verstanden hat. Wenn Jemand es fertig bringt, Eimer's Orthogenese mit Nägeli's Vervollkommnungsprinzip zu verquicken, so beweist das nur zu deutlich, dass er nicht weiß, was für Ansichten diese beiden Forscher vertreten und wie sie dieselben begründet haben.

IV. Jaekels Ansichten über epistatische Aenderungen.

Der Ausdruck „Epistase“ stammt von Eimer. Es ist ein neues Wort für den alten Gedanken, dass ein „Stillstand der Umbildung“ für die Entstehung der Arten dadurch von größter Bedeutung sein kann, dass gewisse Formen auf einer phyletischen Stufe stehen bleiben, während andere fortschreiten. So sagt Eimer in seiner Orthogenesis der Schmetterlinge p. VIII: „Die wichtigste Ursache der Trennung der Organismenkette in Arten ist nach meiner Auffassung Stehenbleiben auf bestimmten Stufen der Umbildung: Epistase, Genepistase. Die Entstehung der Arten ist also wiederum ein Ausdruck bestimmter Verhältnisse der Orthogenesis: Folge einer Unterbrechung derselben.“ Genepistase ist nach Eimer eine Epistase „in Beziehung auf die Artbildung“ (p. 409). Da es eine phylogenetische und eine ontogenetische Umbildung giebt, so ist es klar, dass ein Stillstand der Umbildung in doppelter Form möglich ist. Eimer braucht das Wort Genepistase sehr oft, aber immer nur dann, wenn es sich um ein Beharren auf einer Stufe der Evolution, also der phylogenetischen Umbildung handelt. Deshalb konnte ich in meiner Kritik schreiben:

„Genepistase ist nach Eimer die Erscheinung, dass eine Spezies auf einer bestimmten Differenzierungsstufe stehen bleibt, während eine verwandte sich phyletisch weiter entwickelt, zumeist in progressiver, nicht selten auch in regressiver Richtung. Nur das Wort ist neu von Eimer gebildet worden, der Gedanke existiert seit vielen Jahrzehnten, denn Genepistase ist das Grundelement der vergleichenden Anatomie, welche sich bemüht, durch morphologische Vergleichung der Organe die primitiven Zustände zu sondern von den fortgeschrittenen.“ Für die ontogenetischen Epistasen behält Eimer den seit langem eingebürgerten Ausdruck „Rückschlag“ (Atavismus) bei, offenbar um eine Verwechslung mit dem phylogenetischen Stillstand zu verhindern und betont nur die äußere Aehnlichkeit beider Erscheinungen, welche sich in der Beharrung dokumentiert. So schreibt er p. 23: „Es ist solcher ständiger Rückschlag als Beharrung, Epistase, aufzufassen, denn es bleibt die betreffende Eigenschaft, welche sich nach dem biogenetischen Gesetz während der individuellen Entwickelung als Erbteil von Ahnen her wiederholen muss, aber bei den unmittelbaren Vorfahren der rückschlagenden Art nur eben vorübergehend wiederholte, sodass sie am fertigen Wesen nicht mehr zu Tage trat — es bleibt diese Eigenschaft bestehen und erscheint als Merkmal der fertigen Art. Damit ist zugleich die Erklärung des gewöhnlichen Rückschlags oder Atavismus, des persönlichen oder Einzelrückschlags gegeben.“ Gegen Eimer läßt sich nur sagen, dass es besser ist, die ontogenetischen Epistasen allgemein als „Hemmungsbildungen“ oder Ontepistasen (mihi) zu bezeichnen und sie nicht schlechthin mit

Atavismen zu identifizieren, weil die letztern in der Regel mehr sind, wie persistente Ontostadien. Emery[1]) hat dies kürzlich in einem auf dem Berliner internationalen Zoologenkongreß gehaltenen Vortrage mit Recht betont (p. 305). Beim Menschen treten z. B. nicht selten metakarpo-phalangeale Sesambeine auf, welche abgesehen vom Daumen in der Regel fehlen. Bei den meisten Säugern sind sie normale Bestandteile des Skeletts, und Thilenius hat gezeigt, dass sie im menschlichen Foetus konstant an allen Fingern und Zehen vorknorplig angelegt werden, um später wieder zu verschwinden. Bleiben sie nun aber einmal erhalten, so machen sie eine eigene progressive Entfaltung durch, indem sie erst knorplig und dann knöchern werden. Sie sind also nicht einfache Hemmungsbildungen, sondern es dokumentiert sich in ihnen „ein positiv fortschreitender Vorgang". In anderen Fällen mag ja die atavische Bildung auf einfacher ontogenetischer Hemmung beruhen, z. B. wenn bei Böcken von ungehörnten Schafrassen Rudimente der Hörner wieder auftreten, oder wenn die Geckonen amphicoele, chordareiche Wirbel besitzen und dadurch die Organisationsstufe palaeozoischer Reptilien rekapitulieren. Beim Atavismus ist also immer von Fall zu Fall zu entscheiden, ob er blos auf ontogenetischer Epistase beruht — wie neben Eimer auch andere Schriftsteller, (Kohlbrugge, Wasmann) behauptet haben — oder ob er mehr ist als eine Entwicklungshemmung. Ebenso verkehrt ist es natürlich in jeder Entwicklungshemmung, z. B. in einer Hasenscharte, einen Fall von Atavismus zu sehen.

Genepistase und Hemmungsbildung sind an sich klare Begriffe, und trotzdem ist es im konkreten Falle oft unmöglich festzustellen, ob die eine oder die andere vorliegt. Wenn ein Schmetterling dadurch eine abnorme Flügelfärbung erhält, dass gewisse Puppen einer intermittierenden Kälte ausgesetzt wurden, so kann sich hierin ein phyletischer Fortschritt äußern (Genepistase mit Bezug auf die nicht veränderten Individuen) oder eine ontogenetische Hemmung. Nur eine sorgfältige Vergleichung aller verwandten Formen kann hier Klarheit schaffen. Zeigt es sich, dass die betreffende Art sich voraussichtlich von Norden nach Süden ausgebreitet hat und nun die südlichen Repräsentanten durch Kälte die Färbung der nordischen Verwandten annehmen, so liegt wahrscheinlich eine Hemmungsbildung[2]) vor. Andernfalls wird man Genepistase vermuten dürfen,

1) Emery, C., Was ist Atavismus? Verhandl. V. internat. Zoologenkongress, Berlin 1901, p. 301—306, Jena 1902.

2) Ich sage wahrscheinlich, denn denkbar ist auch, dass die Kälte eine progressive Veränderung bewirkt hat, welche aber identisch ist mit der Färbung, welche in früheren Zeiten an den nordischen Vertretern durch Kälte hervorgerufen worden ist. Da aber die nördlichen und die südlichen Formen doch wohl eine etwas verschiedene Konstitution haben werden, so ist eine solche identische Wirkung nicht wahrscheinlich.

denn diese Erscheinung ist zweifellos für die Evolution ungleich wichtiger und sehr viel häufiger als Hemmungsbildungen. Jaekel scheint sich dieser Schwierigkeit im Nachweis von Hemmungsbildungen gar nicht bewusst gewesen zu sein, sonst würde er sie nicht an einem fossilen Material, über dessen Ontogenien wir doch gar nichts wissen, in reichlichem Maße finden, anstatt an die viel näher liegende Erklärung durch Genepistase zu denken. Es wäre nun aber ein Fehlschluss zu glauben, weil es oft unmöglich ist, in einem speziellen Falle festzustellen, ob Genepistase oder Hemmungsbildung vorliegt, deshalb wäre gerade der allgemeine Begriff der Epistase von Wert. So könnte nur jemand schliessen, der in phylogenetischen Spekulationen ein vollständiger Laie ist. Epistase an sich sagt gar nichts. Es ist ein Wort, das großartig klingt und doch an sich nicht den geringsten wissenschaftlichen Wert hat, denn wenn ich in einem speziellen Falle nicht wahrscheinlich machen kann, wo der „Stillstand" erfolgt ist, ob in der Phylogenie oder in der Ontogenie, so habe ich nicht das Recht zu behaupten, dass überhaupt ein Stillstand eingetreten ist.

Es giebt nun noch eine spezielle Gruppe unter den Hemmungsbildungen, welche Kollmann[1]) mit dem besonderen Namen der Neotenie[2]), d. h. Erhaltung der jugendlichen Form, bezeichnet hat. Er rechnet hierzu die Thatsache, dass Amphibienlarven zuweilen nicht zur rechten Zeit sich verwandeln, sondern zu riesiger Größe heranwachsen und unter Umständen sogar geschlechtsreif (Axolotl) werden können. „Leur tempérament ne les pousse plus du tout au même point à se rendre à terre; ils conservent leur forme larvaire, phénomène que je dèsignerai du nom de néoténie pour avoir un mot propre" (p. 80). Vier Seiten weiter fügt er hinzu: „Si l'on adopte l'expression de néoténie pour la persistance de l'état imparfait des larves, il faut pourtant se hâter de distinguer la néoténie partielle de celle qui est totale." Die partielle Neotenie ist nicht mit Geschlechtsreife, die totale mit der Fortpflanzungsfähigkeit verbunden. Später hat Boas[3]) eine Arbeit über Neotenie veröffentlicht, darin aber mit Unrecht den Begriff „Neotenie" als identisch mit „Hemmungsbildung" angenommen. Es werden zahlreiche Fälle beschrieben, welche das gemeinsam haben, „dass das

---

1) Kollmann, J., Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verhandl. Naturforsch. Ges., Basel, VII, 1883, p. 387—98. Dieser Aufsatz ist auch in französischer Uebersetzung (mit ganz geringfügigen Erweiterungen) erschienen: L'Hibernage des Larves de Grenouilles et de Tritons d'Europe et la Métamorphose de l'Axolotl du Mexique, in: Recueil zoologique Suisse I, 1884, p. 75—89.

2) νεός neu, jugendlich, τείνω erhalten.

3) Boas, J. E. V. Ueber Neotenie. Festschrift für Karl Gegenbaur. Bd. II, p. 1—20, Leipzig 1896.

Tier auf einer Entwicklungsstufe geschlechtsreif wird, auf welcher seine übrigen Organe — alle oder einige — nicht die volle Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen." Boas legt also nicht wie Kollmann auf die Persistenz der jugendlichen Form den Nachdruck, sondern beachtet nur, ob irgend ein Organ oder mehrere zur Zeit der Geschlechtsreife noch eine embryonale Form bewahrt haben. Wenn z. B. beim Pferd gewisse Teile des Sternums dauernd knorplig bleiben, oder wenn die Fettflosse der Salmoniden nur Hornstrahlen, aber keine knöchernen Radien erhält, so sieht er hierin Fälle von Neotenie, während es richtiger gewesen wäre, sie als Hemmungsbildungen anzusehen. Boas hätte seine an sich sehr verdienstvolle Arbeit betiteln müssen „über Hemmungsbildungen", dann hätten auch die neotenischen Beispiele (Axolotl, Appendikularien, *Ophryotrocha puerilis*, also geschlechtsreif gewordene Larven) darin Platz gehabt. „Hemmungsbildung" ist der allgemeine, Neotenie der spezielle Begriff. Neotenie bedeutet, dass alle Organe mit Ausnahme der Geschlechtsorgane gehemmt wurden und ihre jugendliche Form bewahren; die Spezies sinkt gleichsam von der einmal erreichten Höhe zurück, indem die Geschlechtsreife vorzeitig eintritt und daher zusammenfällt mit einem mehr oder weniger ausgesprochen infantilen Habitus. Es scheint mir wichtig, dass der Begriff der Neotenie in dem Sinne von Kollmann erhalten bleibt, um für die interessante Thatsache fortpflanzungsfähiger Larven ein bezeichnendes Wort zu haben, und dass man nicht mit Boas jede beliebige Hemmungsbildung als neotenisch bezeichnet.

Gehen wir nun, nachdem wir uns aus der Litteratur Klarheit über die Begriffe Epistase, Genepistase, Hemmungsbildung und Neotenie verschafft haben, zur Kritik der Jaekel'schen Ausführungen über.

1. Jaekel äußert sich so, als ob der Ausdruck, resp. Begriff Epistase von ihm herrühre. Eimer, dem wir doch diese Terminologie verdanken, wird von Jaekel in diesem ganzen Kapitel überhaupt nicht erwähnt. Er schreibt nach einigen Bemerkungen über die Ausdrücke Neotenie und Progenese[1]): „Ein Ausdruck, der allen zugehörigen Begriffen Rechnung trägt, wird sich sprachlich kaum bilden lassen, es schien mir daher zweckmäßig, terminologisch nur das Moment zu betonen, welches entschieden das Wesentlichste des ganzen Vorganges ist, nämlich die Unterbrechung des normalen Entwickelungsganges, das Anhalten, den Stillstand (ἐπίστασις) auf einem sonst bei normaler Entwickelung überschrittenen Punkte"

1) Der Ausdruck „progénèse" stammt von Giard und Bonnier (Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. de l'Inst. zool. de Lille V, 1887) und bezeichnet verfrühte Fortpflanzung. Er bezeichnet also im wesentlichen dasselbe wie die Neotenie im Sinne von Kollmann (nicht von Boas).

(p. 23). Daraus muss jeder Leser den Gedanken entnehmen, dass der Begriff Epistase von Jaekel herrührt. Jaekel scheint selbst dieser Ueberzeugung zu sein, denn in seiner Erwiderung sagt er: „Einen weiteren häufigen Weg phylogenetischer Entwickelung nannte ich Epistase.“ Ich bin nun weit davon entfernt, meinem Gegner irgend eine mala fides, etwa die Absicht, sich die Verdienste eines anderen Forschers anzueignen, zuzutrauen, sondern sehe hierin nur einen neuen Beleg für die Flüchtigkeit, mit der Jaekel seine Litteraturstudien treibt. Obwohl er Eimer's „Orthogenesis“ zitiert und obwohl er sie nach dem ganzen Charakter seiner Publikation gründlich hätte studieren müssen, ist er sich doch nicht bewusst, dass er den Begriff Epistase durch die Lektüre der Eimer'schen Abhandlung bekommen hat, sondern schreibt ihn sich irrtümlich selbst zu.

2. Der eben gemachte Einwurf ist übrigens insofern nebensächlich, als Jaekel unter Epistase dasselbe versteht wie Eimer, nämlich Stillstand einer Form auf einer Stufe, die von verwandten Formen überschritten wird. Sein Hauptfehler hingegen besteht darin, dass er nicht scharf den phyletischen Stillstand, die Genepistase und den ontogenetischen, die Hemmungsbildung, Ontepistase, auseinanderhält. Und doch ist dies unbedingt notwendig, denn, wie ich schon oben betonte, Epistase an sich ist ein leeres Wort ohne den geringsten Wert. Nach seinen Ausführungen kann es freilich nicht zweifelhaft sein, dass er ausschließlich an Hemmungsbildungen denkt und versucht „die Bedeutung der ontogenetischen Entwickelung für die Entstehung neuer Formen nachzuweisen.“ Hiergegen wäre an sich natürlich nichts zu sagen, wenn die Untersuchung so gründlich betrieben wird, dass eine Verwechslung mit primitiven Genepistasen ausgeschlossen ist. Gerade an dieser Gründlichkeit aber lässt es Jaekel fehlen. Schon sein erstes Beispiel beweist dies. Er weist darauf hin, dass es unter den *Pentacrinoidea* eine Anzahl Formen giebt, teils rezente, wie *Hyocrinus*, *Bathycrinus*, teils fossile, in denen bei schwacher Gesamtentwickelung des Körpers und namentlich der Arme, die 5 Oralia sich ebenso erhalten haben, wie bei den ältesten Vertretern der Klasse, während die Evolution sich im allgemeinen so vollzog, dass diese 5 Kelchplatten in viele Stücke zerteilt wurden. Da nun in der Ontogenie der Comatuliden diese 5 Platten noch rekapituliert werden, so schließt er: also sind jene Oralia von *Hyocrinus* etc. als Hemmungsbildungen aufzufassen, d. h. bei den Vorfahren von *Hyocrinus* wurden die 5 Oralia in der Ontogenie vorübergehend gebildet; bei *Hyocrinus* aber persistierten sie plötzlich. Diese Auffassung hat im ersten Moment etwas Bestechendes, wirklich wahrscheinlich gemacht ist sie aber keineswegs. Weshalb sollen nicht einige Gattungen auf jener primitiven Stufe der 5 Oralia stehen geblieben

sein, gleichsam an der Wurzel des Stammbaums, weil bei ihnen eine erhebliche Vergrößerung der Arme nicht eintrat? Dann würde Genepistase vorliegen. Welche von beiden Auffassungen zu Recht besteht, wage ich nicht zu entscheiden. Dazu gehört eine genaue Analyse des Stammbaums und der Lebensgewohnheiten jener Formen. Lebten sie unter Verhältnissen, welche eine reichliche Ernährung auch bei geringer Armgröße garantierte, so lag keine Veranlassung zur Vergrößerung der Arme und damit zur höheren Differenzierung des Kelches vor. Jaekel erwähnt nicht einmal die Möglichkeit, dass hier Genepistase vorliegen könnte, geschweige, dass er sie aus irgend welchen Gründen zurückweist. Es genügt ihm, eine Bildung von embryonalem Anstrich gefunden zu haben, um sie sofort als „Hemmungsbildung" anzusprechen.

Dasselbe gilt für das Anale von *Thaumatocrinus*. Weshalb soll nicht einmal eine Comatulide in einem Punkte, nämlich in dem Besitz dieser Afterplatte, auf primitiver Stufe stehen geblieben sein, in der übrigen Organisation aber wie alle andern Comatuliden sich fortentwickelt haben. Leben doch gegenwärtig Hirsche (*Cervulus*, *Pudua* etc.), die in der Ausbildung der Zehen genau so hoch differenziert sind wie etwa ein Elch, im Geweih aber die einfachste, primitivste Stufe des Spießes noch nicht überschritten haben. Weshalb also in jenem Falle sofort eine „Reproduktion atavistischer Zustände oder mit andern Worten eines sekundären Stehenbleibens auf einem niederen Zustand" vermuten! Jaekel's drittes Beispiel (Hexacriniden) ist ähnlicher Art, doch würde seine Analyse hier zu weit führen. Ich kann aber es nicht unterlassen, mein Erstaunen darüber auszusprechen, dass er behauptet, das Auftreten einer Analplatte sei in diesem Falle „nicht ohne aktive Willensbethätigung des Organismus" (von Jaekel selbst gesperrt gedruckt) zu stande gekommen. Also ein solch einfacher Organismus „will" für seinen Darm mehr Raum schaffen, und nun tritt plötzlich in der Ontogenie eine Hemmung ein. Gegen diese Art, morphologische Prozesse auf den Willen zurückzuführen, muss ich sehr energisch protestieren. Es gehört wirklich nicht viel physiologische Bildung dazu, um einzusehen, dass ein Knabe seine Milchzähne nicht durch seinen Willen beeinflussen kann; er verliert sie, wenn die Zeit gekommen ist, mag er wollen oder nicht wollen, und was dem Menschen versagt ist an psychischen Fähigkeiten, dürfte einem Crinoid gewiss nicht gelingen.

Bei der Gattung *Atelecrinus* aus der oberen Kreide fasst Jaekel die bedeutende Größe der Basalia als eine Hemmungsbildung auf, weil im Jura bei den Vorfahren diese Platten sehr klein zu sein pflegen. Diese Beweisführung genügt nicht. Solange nicht der Stammbaum genau festgestellt ist, liegt die Annahme näher, dass entweder ein primitiver Zustand sich erhalten hat oder dass die

Evolution zu einer nachträglichen Vergrößerung geführt hat, denn wir wissen von den recenten Tierformen, dass embryologische Hemmungen äußerst selten sind, und wenn sie auftreten, fast immer einen individuellen, häufig auch pathologischen Charakter tragen.

Was die Degenerationsreihe der Hybocriniden anbetrifft, so scheint es mir klar zu sein, dass Genepistase vorliegt und nicht eine Hemmungsbildung. Wir wissen aus vielen Beispielen, dass die Rückbildung irgend eines Organes nicht dadurch zu stande kommt, dass dasselbe successive auf immer früheren embryologischen Stadien stehen bleibt, sondern dass die Rudimentation ein besonderer phyletischer Prozess ist. Ein rudimentäres Auge entspricht nicht irgend einem Stadium der normalen Augenentwickelung, sondern zeigt Besonderheiten, welche in der Ontogenie fehlen. Wie Mehnert gezeigt hat, erfolgt die Rudimentation erstens durch eine Abbreviation (Vereinfachung und Abkürzung), zweitens durch eine Retardation (Verlangsamung) der ontogenetischen Prozesse, d. h. sie geht ihre besonderen Wege, sodass man rudimentäre Organe immer von ontogenetischen Stadien unterscheiden kann. Wenn nun nach Jaekel der etwas ältere russische *Baerocrinus* in der Reduktion der Arme noch nicht so weit fortgeschritten ist wie der amerikanische *Hybocystites,* so liegt hier einfach Genepistase vor, etwa wie beim *Emu* die Reduktion der Zehen noch nicht den Grad erreicht hat wie beim zweizehigen Strauß. Es liegt durchaus kein Grund vor, hier mit Jaekel von „Entfaltungshemmungen“ zu sprechen und zu der durch nichts bewiesenen Annahme zu greifen, dass eine „starke Verschleppung der flottierenden Larven“ von *Hybocystites* hierbei mitgespielt hat.

Auf Jaekel's übrige Beispiele von Hemmungsbildungen gehe ich nicht ein, weil er sie noch weniger zu begründen sucht als die schon besprochenen. Wenn er solche Behauptungen aufstellt, wie: dass die Selachier rückgebildete Fische sind und „dass die knorpelige Persistenz ihres Innenskelettes, die eigentümliche Art ihrer Bezahnung, die seitliche Ausmündung getrennter Kiemenspalten, der Besitz von mehr als fünf Kiemenbögen und viele andere Verhältnisse ihres Baues auf sekundären Entwickelungshemmungen zurückzuführen sind,“ dass der Knorpel nirgends ein Zeichen primitiver Organisation ist, sondern nur ein „ontogenetisches Präformationsmittel des Knochens“ ist, ja dass sogar alle Fische rückgebildete Landwirbeltiere sind, die ihre Entstehung der „Bequemlichkeit der Bewegung im Wasser“ verdanken, so schlägt er damit allen unseren bisherigen Anschauungen über die Phylogenie der Wirbeltiere direkt ins Gesicht. So kühne Sätze darf man nicht begründen mit der Hoffnung, „dass spätere Untersuchungen den Nachweis erbringen“; man darf sie nur aussprechen unter gleichzeitiger Darlegung ge-

wichtiger Gründe. Diese aber fehlen leider bei Jaekel so gut wie vollständig.

In dem Abschnitt „über die Möglichkeit und die Bedeutung epistatischer Hemmungen“ sucht Jaekel seine Vorliebe für Hemmungsbildungen damit zu begründen, dass er gegen die Selektionstheorie zu Felde zieht und uns belehrt, dass „bei jeder formalen Aenderung die Funktion das Primäre, die Form das Sekundäre“ ist. Ich habe schon oben angedeutet, wie verfehlt dieser Satz in so allgemeiner Fassung ist. Vollständig unbrauchbar aber ist er zur Begründung embryologischer Epistasen. Wenn das Wachstum der Kiefer eines Foetus aus irgendwelchen Ursachen aufhört und eine Hasenscharte resultiert, oder wenn die Sternalleisten nur unvollkommen verwachsen und ein perforiertes Brustbein zur Folge haben, so sind diese formalen Aenderungen doch nicht durch die Funktion veranlasst worden. Eine Embryonalanlage funktioniert im allgemeinen überhaupt noch nicht. Sollte also in einzelnen Fällen eine phyletische Vervollkommnung durch ontogenetische Epistasen bewirkt worden sein, so muss Selektion hierbei mitgespielt haben, indem diejenigen Individuen erhalten blieben, deren Keimplasma zufällig so variierte, dass eine günstige ontogenetische Hemmung erfolgte. Wenn Jaekel schreibt: „wer seine Anlage stetig ausnützt, wird seine Leistungen und deren körperliche Grundlage höher hinausschieben als jemand, der das in geringerem Maße thut“, so gilt dies nicht für die embryonalen Anlagen, die ohne aktive Benutzung vorübergehend durchlaufen werden. Dass solche ontogenetische Etappen unter Umständen sich erhalten können, ersehen wir beim Menschen aus der gelegentlichen Persistenz von Kiemenspalten (Cervikalfisteln), Gaumenfalten, eines Zwischenkiefers, von überzähligen Mammae, des embryonalen Haarkleides (*Lanugo*), und aus Hasenscharten oder dem Auftreten eines Cor univentriculare. Aber alle derartige Hemmungsbildungen sind selten und treten immer nur bei einzelnen Individuen auf, kommen also für die Evolution einer Rasse nicht in Betracht. Unsere Experimentalzoologen haben Larven von Seeigeln und anderen Tieren vielfach in etwas veränderte Lebensbedingungen gebracht und dadurch öfters eine Hemmung der Ontogenie erzielt; es trat aber nie eine nur lokale partielle Hemmung ein, sondern eine generelle, d. h. die Larve stirbt nach einiger Zeit ab. So z. B. die Herbst'schen Lithiumlarven von Seeigeln, bei denen die Bildung der Skelettnadeln und damit die Entstehung der Arme unterdrückt wurde. Wenn Schmetterlingspuppen mit intermittierender Kälte oder Wärme behandelt wurden (Standfuß, Fischer), so traten in den meisten Fällen neue Formen auf, sogenannte Aberrationen, keine Rückschläge. Solche Erfahrungen beweisen, dass man mit der Annahme von Hemmungsbildungen sehr vorsichtig sein muss und dass zu

ihrer sicheren Begründung zweierlei gehört, erstens eine genaue Kenntnis der Ontogenie der Gattung oder Familie, zweitens Klarheit über die phylogenetische Stellung, um eine Verwechslung mit primitiven Bildungen zu verhindern. Da die erste Forderung für fossiles Material nicht zu erfüllen ist, so muss ein Paläontologe um so mehr Gewicht auf den zweiten Gesichtspunkt legen. Nach dieser Richtung lassen die Jaekel'schen Ausführungen sehr viel zu wünschen übrig, denn die meisten von ihnen scheinen mir mit viel größerer Wahrscheinlichkeit als Genepistasen gedeutet zu werden. Jaekel's allgemeiner Begriff der Epistase ist überhaupt wertlos. Primitive Bildungen und ontogenetische Hemmungen sind begrifflich so verschieden, dass sie nicht zusammengefasst werden dürfen, selbst dann nicht, wenn in einem speziellen Falle eine Entscheidung nach der einen oder anderen Seite nicht sicher getroffen werden kann. Es ist daher ein Irrtum, wenn Jaekel in seiner Erwiderung jenen Begriff dadurch zu rechtfertigen sucht, dass ich bei der Deutung seiner Beispiele über Worte wie „wohl“, „scheint“, „kann“, nicht hinausgekommen sei. Hierdurch sollte nur angedeutet werden, dass eine sichere Einschätzung zur Zeit noch nicht möglich ist.

(Schluss folgt.)

Zur Biologie der Myriopoden I.
Marine Myriopoden.

Von Dr. Curt Hennings.

1. Verbreitung der marinen Myriopoden.

Während eines längeren Aufenthaltes an der biologischen Station zu Bergen-Norwegen im Spätsommer und Herbst des Jahres 1900 erhielt ich von Herrn Dr. A. Appellöf, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für die freundliche Ueberlassung des Materials ausspreche, eine große Anzahl lebender Geophiliden, die infolge ihrer gleichsam amphibischen Lebensweise nach dem Vorgang von Plateau (6) wohl als marine Myriopoden bezeichnet werden können. Sie wurden auf einer, dem Hafen von Stavanger vorgelagerten Gruppe von 365 Hvidingsö genannten Inseln erbeutet, wo sie in der Gezeitenzone auf und zwischen den hier das Ufer bedeckenden kleinen Steinen in großen Mengen leben.

Gleichzeitig erhielt ich von Herrn Lehrer H. Stitz-Berlin — auch ihm freundlichsten Dank dafür — einige konservierte Exemplare eines Chilopoden, den er an der Westküste Helgolands, gleichfalls in der Gezeitenzone, gesammelt hatte. (Letztere Form muss übrigens Dalla Torre bei seiner Bearbeitung der Fauna Helgolands entgangen sein, denn er erwähnt von Myriopoden nur *Scolioplanes crassipes* C. Koch und *Lithobius forficatus* L.)

Sowohl der Helgoländer wie der norwegische Geophilide gehört der Gattung *Scolioplanes,* species *maritima* Bergsöe und Meinert

an (vielleicht identisch mit *Geophilus maritimus* Leach[1]); sie dürften für die angeführten Lokalitäten neu sein.

Außer der genannten ist noch eine zweite marine Myriopodenspezies bekannt: *Schendyla submarina* Grube, von welcher Latzel die auf der Insel Jersey gefundene Form als Var. *egregia* abtrennt.

Die Verbreitung dieser beiden Meeresgeophiliden ergiebt sich aus folgender Tabelle:

Land	Fundort	Gefunden von	Autor
	I. *Scolioplanes maritimus* Bergsöe u. Meinert.		
1. Schweden	a) Insel Gotland	1857 Boheman	C. B. v. Porath (8)
"	b) Skaftö, in der am Uebergang des Kattegatt in das Skagerak gelegenen Küstenlandschaft Bohuslän	1852 A. W. Malm	
2. Norwegen	Hvidingsö, vor Stavanger .	1900 A. Appellöf	
3. Dänemark	am Fuß der „Klint" genannten Berge der Insel Möen	? Bergsöe u. Lund	Bergsöe u. Meinert (1)
4. Deutschland	Helgoland, Westküste . .	1899 Stitz	
5. England	a) Englische Küste ohne nähere Angabe	?	Leach (3)
	b) bei Plymouth	? Ed. Parfitt	Parfitt (5)
	c) Polperro (Südküste von Cornwall) neben *Schendyla submarina* . . .	1868 Laughrin	Pocock (7)
6. Frankreich	bei Villerville (Nordküste, am Kanal)	? G. de Kerville	Moniez (4)
	II. *Schendyla submarina* Grube.		
1. England	Polperro (s. o.) neben *Scolioplanes mar.*	1868 Laughrin	Pocock (7)
2. Frankreich	a) St. Malo (Nordküste der Bretagne)	1868 Ed. Grube	Grube (2)
	b) Insel Jersey: var. *egregia* Letzel	1889 ? ? Sinel	D. W. T. (9) Moniez (4)

Wir sehen also, dass längs der europäischen Küsten (Schweden, Norwegen, Dänemark, Deutschland, England, Frankreich) zwei Myriopoden vorkommen, die in Anpassung an das Leben in der Gezeitenzone bei jeder Flut von Wasser bedeckt werden. Da mir seinerzeit in Bergen genügend lebendes Material von *Scolioplanes maritimus* zur Verfügung stand, so ließ ich es mir angelegen sein, mit diesem Beobachtungen und Experimente anzustellen.

1) Die Beschreibung und Abbildung, welche Leach (3) giebt, ist nur sehr kurz und uncharakteristisch.

2. Beobachtungen über das Verhalten des *Scolioplanes maritimus* während der Flut.

Bei der vorzüglichen Einrichtung des Bergener Aquariums ließ sich mit Leichtigkeit ein Apparat konstruieren, der künstlich Ebbe und Flut zur Darstellung brachte. An der Hand dieses Apparates konnte ich die Tiere in ihrem Verhalten den Gezeiten gegenüber in aller Muße beobachten.

Beim Eintritt der Flut bleiben diejenigen, die — oft zu 10 bis 20 — in einem einzigen Knäuel zusammengeballt unter Steinen liegen, ruhig an ihrem Platz; sobald das Wasser über sie hinweggestiegen ist, bemerkt man an jeder Stigmenöffnung sowie am Mund und After je ein Luftbläschen. Verhalten sich die Tiere ohne oder fast ohne Bewegung, so verlieren die Bläschen während der ganzen Dauer der Flut nur wenig an Größe. Oft aber löst sich das eine oder das andere Tier von dem Knäuel los und kriecht langsam, viel langsamer als an der Luft, zwischen den Steinen umher; dann werden die Luftblasen ziemlich schnell kleiner, um endlich größtenteils zu verschwinden. Das Spiel der Antennen, das außerhalb des Wassers stets von großer Lebhaftigkeit ist, erscheint im Wasser sowohl bei den ruhenden wie bei den kriechenden Exemplaren fast vollkommen sistiert; die Geruchsorgane haben sich also anscheinend noch nicht dem amphibischen Leben angepasst.

Sobald die Flut fällt, werden die Bewegungen der nunmehr befreiten Tiere mit einem Schlage wieder gewandt und schnell, und das Antennenspiel beginnt von neuem.

Bei dem leichten spezifischen Gewicht der *Scolioplanes* geschieht es häufig, dass einige, die von der Flut während ihres Herumkriechens überrascht werden, auf und nicht unter das Wasser geraten und so gezwungen sind, zu schwimmen. Doch ist diese Bewegung nicht eigentlich als Schwimmen zu bezeichnen, es ist mehr ein Laufen auf dem Wasser, wobei der Kopf mit den abwechselnd 3 bis 10 vorderen sowie die 2 bis 3 letzten Segmente emporgehoben werden. Dabei sind die Beine aller Segmente in steter lebhafter Bewegung, wenn auch nur die mittleren allein den Körper über Wasser halten. Oft erst nach mehr als einstündigem, in dieser Weise ausgeführten „Schwimmen" tritt eine gewisse Ermüdung ein; alsdann legt das Tier sich bretzelförmig zusammen, d. h. das Schwanzende wird herumgekrümmt und auf die Körpermitte gelegt, ebenso auf das Schwanzende der Kopf, der auf diese Art mit den Antennen am höchsten zu liegen kommt. In solcher Lage lassen sie sich dann von den Wellen der Flut regungslos treiben, bis sie endlich bei Eintritt der Ebbe lebhaft und mit ungeschwächter Kraft auf die Nahrungssuche gehen oder ihre Schlupfwinkel zwischen den Steinen wieder aufsuchen.

Nicht immer aber warten sie, bis das Wasser sich verlaufen

hat, oft sieht man, wie ein Tier, nachdem es längere oder kürzere Zeit auf dem Wasser herumgekrochen ist oder in Bretzelform gelegen hat, plötzlich untertaucht und durch schlängelnde Bewegungen auf den festen Boden gelangt, um sich hier zu verkriechen. Bei diesem Herabschlängeln sind die Beine wenig oder gar nicht thätig, es geschieht durch seitlich-wellenförmige Bewegung des ganzen Körpers.

3. Versuche über die mögliche Dauer eines Aufenthalts unter Wasser.

Von Wichtigkeit erschien es mir, Experimente darüber anzustellen, wie lange *Scolioplanes maritimus* unter Wasser, und zwar unter Meerwasser sowohl wie unter Süßwasser zu leben vermag. Meine diesbezüglichen Tabellen fasse ich dahin zusammen:

a) Unter Meerwasser:

Während der ersten Stunden. Das Verhalten der Tiere entspricht naturgemäß dem bei der Flut beobachteten.

Nach 6 Stunden. Die Tiere scheinen noch keine unangenehmen Wirkungen des Untertauchens zu spüren, bald liegen sie einzeln oder in Haufen zusammengeknäuelt, bald kriechen sie am Boden umher. Die Luftbläschen schwinden allmählich, zunächst diejenigen an den Stigmen, dann auch die am Mund und After. Entfernt man ein Exemplar nach 6 Stunden aus dem Wasser, so kriecht es sofort mit lebhaften Bewegungen davon.

Nach 12 Stunden. Es beginnt eine Art von Betäubung, die Tiere liegen ruhig, meist im Knäuel, am Boden, reagieren jedoch auf Berührung immer noch mit Bewegung. Die Luftbläschen sind geschwunden. — Herausgenommen entlaufen sie schnell.

Nach 24 Stunden. Die Betäubung nimmt zu; die Bewegungen, mit denen sie auf Berührung reagieren, sind schwach. Bisweilen jedoch versuchen einige, wohl besonders kräftige Individuen, an irgend einer Stelle zu entschlüpfen und an die Luft zu gelangen. Ermöglicht man ihnen dies, so entfliehen sie rasch.

Nach 30 Stunden. Die Betäubung ist in tiefe Asphyxie übergegangen; auf Berührung erfolgt jetzt keine Bewegung mehr. An die Luft gebracht, liegen die Tiere zunächst einige Minuten unbeweglich, starr; erst dann kehrt allmählich das Bewusstsein zurück und sie beginnen sich zu bewegen.

Lässt man sie länger als 30 Stunden im Meerwasser, so dauert die Betäubung fort, bis zwischen 30 und 40 Stunden der Tod eintritt.

Nur ein einziges Mal glückte es mir, ein Tier, das länger als 40 Stunden unter Wasser gewesen, durch Erwärmung auf Fließpapier nach mehreren Stunden wieder ins Leben zurückzurufen.

b) Unter Süßwasser:

Es gelang mir, *Scoliplanes maritimus* viel längere Zeit im Süßwasser als im Meerwasser am Leben zu erhalten. Dies ist viel-

leicht darauf zurückzuführen, dass das Meerwasser reicher ist an organischen, leicht zersetzlichen Substanzen, deren Fäulnisgase dann auf die Tiere tödlich wirken. Jedenfalls tritt im Süßwasser die Betäubung erst nach 24 bis 30 Stunden, der Tod erst nach 70 bis 80 Stunden ein.

Plateau (6) hat ähnliche Versuche mit *Cryptops punctatus* und *Geophilus longicornis*, also echten Landtieren, gemacht und dabei blieb wenigstens der letztere im Meerwasser bis 72 Stunden, im Süßwasser sogar bis 355 Stunden am Leben. Wie aus den obigen Ausführungen ersichtlich, ist es mir niemals gelungen, bei dem marinen Geophiliden auch nur annähernd diese Zahlen zu erreichen. Dies bestätigt vielleicht Plateau's Ansicht, dass die größere Lebhaftigkeit der Körperbewegung und, wie ich hinzufügen möchte, der Organfunktionen gerade die an das Leben in der Gezeitenzone angepassten Myriopoden (und andere Arthropoden: Plateau) weniger fähig macht, lange Zeit unter Wasser zu leben, als echte Landtiere, bei denen, wenn sie einmal unter Wasser geraten sind, sofort Betäubung und damit eine Verlangsamung im ganzen Lebensprozess eintritt.

4. Versuche über die mögliche Dauer eines Aufenthalts in anderen Flüssigkeiten.

Die Widerstandskraft des *Scoliplanes maritimus* gegen verschieden andere Flüssigkeiten ist eine ganz außerordentliche.

So vermögen die Tiere in einer gesättigten Lösung von Magnesiumsulfat in Wasser (Meer- oder Süßwasser) bis 5 Stunden zu leben. Freilich tritt dabei schon nach 10 bis 20 Minuten Betäubung ein, doch ist diese nicht so tief, dass sie jede Reaktionsfähigkeit sistierte: bei Berührung mit einem Glasstäbchen laufen einige ziemlich lebhafte Zuckungen durch den ganzen Körper. Ein auf mehr als 6 Stunden ausgedehnter Aufenthalt in dieser Lösung wirkt dagegen unbedingt tödlich.

In einer 5%igen wässerigen Lösung von Chloralhydrat bleiben die Tiere, ohne Schaden zu nehmen, während fast einer Stunde. Doch zeigt sich das Chloralhydrat als starkes Anästhetikum, indem es alle Reflexthätigkeit schnell zum vollkommenen Erlöschen bringt. Nach einstündigem Aufenthalt in dieser Lösung gelingt es nicht mehr, ein Tier wieder zum Leben zu bringen.

In 70%igem Alkohol vermag *Scoliplanes maritimus* verhältnismäßig sehr lange zu leben: während der ersten 10 Minuten suchen die Tiere durch lebhaftes Schlängeln und Herumkriechen zu entkommen. Gelingt ihnen dies, so eilen sie fort, ohne den geringsten Schaden zu nehmen. Dehnt man den Aufenthalt im Alkohol auf mehr als 10 Minuten aus, so macht sich seine betäubende Wirkung bemerkbar: die Bewegungen werden langsamer,

hören dann ganz auf, und an ihre Stelle tritt tiefe Asphyxie. Nach 15 Minuten erscheinen die Tiere tot, vermögen sich jedoch, wenn man sie herausnimmt, auf Fließpapier trocknet und erwärmt, nach mehreren Stunden zu erholen. Ein Untertauchen von mehr als 20 Minuten wirkt stets tödlich.

Formol endlich wird am wenigsten vertragen: zuerst sind die Tiere in lebhafter Erregung, liegen aber bald ruhig am Boden. Entfernt man sie nach 5 Minuten aus der Flüssigkeit, so zeigen sie zwar sofort wieder Bewegung, doch gleicht diese nicht der natürlichen, sondern erscheint mehr krampfartig. Allmählich erholen sie sich dann anscheinend, gehen aber stets nach einigen Stunden an den Folgen der Formolwirkung zu Grunde.

Kontrollversuche haben mich überzeugt, dass terrestrische Geophiliden gegen einen Aufenthalt in Magnesiumsulfat- sowie Chlorhydratlösung und gegen einen solchen in 70 $^0/_0$igem Alkohol viel empfindlicher sind und denselben niemals solange ertragen können.

Zum Schluss möchte ich meine Erfahrungen dahin zusammenfassen:

Das Leben in der Gezeitenzone, an das sich *Scoliplanes maritimus*, vielleicht auf der Flucht vor Feinden, die ihm nicht bis hierher folgen konnten, allmählich angepasst hat, macht ihn fähig, einerseits den regelmäßig wiederkehrenden, verhältnismäßig kurzen Aufenthalt im Wasser während der Flut gut zu vertragen, andererseits überhaupt einige Zeit in flüssigen Medien zu leben, und zwar länger als dies seine nächsten Verwandten auf dem Lande vermögen. Diese dagegen sind zwar im allgemeinen gegen Flüssigkeiten weniger widerstandsfähig, ertragen jedoch einen ausgedehnten Aufenthalt in Meer- oder Süßwasser besser. [78]

Litteratur über marine Myriopoden.

1. Bergsöe und Meinert: Danmarks geophiler. Naturhistor. Tidsskrift 3 Rh., 4. Bd., 1886.
2. Ed. Grube: Mitteilungen über St. Malo und Roscoff etc. Abhdlg. Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur. Abtlg. f. Naturwiss. und Medizin, 1872.
3. Leach: The Zoological Miscellany etc. T. III, p. 44, London 1817.
4. Monicy: Acariens et insectes marins des côtes du Boulonnais. Revue biolog. du Nord de la France. T. II, 1889/90.
5. Parfitt: A marine millipede. Nature Vol. XLI, Nr. 1051. 19. Dez. 1889.
6. Plateau: Les myriopodes marins et la résistance des arthropodes à respiration aërienne à la submersion. Journ. de l'anat. et de la physiol., Bd. XXVI, 1890.
7. Pocock: A marine millopede. Nature Vol. XLI, Nr. 1052. 26. Dez. 1899.
8. C. B. v. Porat: Nya bidrag till Skandinaviska Halföns Myriopodologi. Entomol. Tidsskrift. Stockholm 1889.
9. D. W. T. (Thompson): A marine millipede. Nature Vol. XLI, Nr. 1049. 5. Dez. 1899.

Ueber den Nachweis der Bastardnatur des Triton Blasii.

Von Dr. W. Wolterstorff, Museums-Kustos, Magdeburg.

Die folgenden Zeilen sollen auf eine in den „Zoologischen Jahrbüchern“ zur Veröffentlichung gelangende ausführliche Arbeit hinweisen, welche zwar nicht im Stil der bekannten Laboratoriumsversuche über Bastardierung der Anuren sich bewegt, auch keine Probleme allgemein biologischer Art erörtert, aber doch eine interessante zoologische Streitfrage endgültig entscheidet, indem sie die Resultate erst neuerdings gelungener, früher stets fehlgeschlagener Zuchtversuche darlegt. Es ist bekannt, dass der von de l'Isle du Dréneuf entdeckte, 1862 als spezifische Art beschriebene und zu Ehren des Braunschweiger Gelehrten Blasius benannte *Triton Blasii* seit längerer Zeit mit mehr oder weniger Bestimmtheit als Bastard betrachtet wird. Schon de Betta hat sich in diesem Sinne ausgesprochen, später sind vor allem Peracca und Parâtre für die Wahrscheinlichkeit der Hypothese eingetreten. Die Abhängigkeit der Verbreitung des seltenen Molches vom gemeinschaftlichen Vorkommen zweier bestimmter, wohl unterschiedener Arten, seine Beschränkung auf einzelne Gebiete Central- und Westfrankreichs, welche von *Triton marmoratus* und *cristatus* vereint bewohnt werden, und andererseits die in Form und Farbe zum prägnantesten Ausdruck gebrachte intermediäre Stellung des Tieres zwischen beiden, wiesen auf die innere Berechtigung und logische Notwendigkeit der den meisten Herpetologen geläufigen Auffassung hin. Nur v. Bedriaga nimmt eine abweichende Stellung ein, da er in dem *Triton Blasii* eine im Aussterben begriffene echte Art sieht und darauf aufmerksam macht, dass die seither vorgebrachten Deduktionen eine Hybridation zwar als möglich erscheinen lassen, aber nicht strikte beweisen. Und in der That, die Frage musste so lange als positiv noch nicht entschieden gelten, als es nicht gelang, durch Kreuzung von Kamm- und Marmormolchen die angenommene Zwischenform zu züchten und die etwa erhaltenen Larven bis zur Metamorphose und der durch sie bedingten definitiven Ausbildung des Individuums zu bringen, welche jeden Zweifel an der Diagnose ausschließt. Dahin zielende Versuche wurden schon 1877 von Lataste unternommen — de l'Isle selbst hat seine eigenen Hybridationsexperimente, obwohl sie der Prüfung der spezifischen Güte der von ihm aufgestellten Art gelten sollten, nicht auf die Urodelen ausgedehnt — und sind seitdem von zahlreichen Herpetologen und sachverständigen Liebhabern wiederholt worden, ohne jemals zu Resultaten zu führen. Da erhielt ich im Herbst 1902 von Dr. E. Jacob in Bendorf/Rhein, meinem verehrten Freunde und Mitarbeiter, junge Molche, welche im Aquarium gezüchtet waren und sich vor einigen Wochen ver-

wandelt hatten. Sie erwiesen sich sofort als die langgesuchte Zwischenform! Sie unterschieden sich von *Triton marmoratus* durch die Schädelumrisse, die Körperform, durch die Farbe der Vertebrallinie auf Rücken und Schwanz, die Färbung der Bauchseiten. Die auffallende breite, schwefelgelbe Vertebrallinie (welche bei *Triton marmoratus* orangerot, bei den mir bekannten *Triton Blasii* aus Centralfrankreich meist matt orange gefärbt ist), veranlasste mich, die Molche als Kreuzungsprodukte zwischen *Triton marmoratus* und der südlichen Unterart des *Triton cristatus* (subsp. *carnifex*) zu betrachten. Die Vermutung erwies sich als begründet. Je ein Paar französischer Marmormolche und Kammmolche von Florenz waren in einem Aquarium im Gewächshaus vereint gehalten worden, und die nachträgliche Revision des geringen Restbestandes — der größte Teil der Brut war leider verloren gegangen — ergab 6 *Triton cristatus carnifex*, 1 *Triton marmoratus* und 5 Bastarde! Nach Lage der Verhältnisse ist anzunehmen, dass die Hybriden der Befruchtung durch Spermatophoren des *Triton marmoratus* Männchen ihr Dasein verdanken, deren Samenmasse, vielleicht rein zufällig, von den Kammmolchweibchen aufgenommen wurde.

Somit hatte der Zufall den seither vermissten Beweis für die thatsächliche Stellung des *Triton Blasii* im Kreise seiner Verwandten gegeben und gleichzeitig den Zweifel gelöst, ob von der Kreuzung gefangen gehaltener Tiere überhaupt je ein Erfolg zu erwarten sei. Hierdurch angefeuert, nahm ich meine eigenen, 5 Jahre hindurch, an wohl 100 Versuchstieren, stets fehlgeschlagenen Versuche mit größerer Zuversicht wieder auf. Ich verteilte meinen Bestand, ca. 20 Tiere, worunter mehrere *Triton Blasii* Weibchen, in 10 großen Zuchtbecken. Nur in einem Fall gelang das Experiment, hier aber vollkommen! Denn ich hatte die Freude, aus der Kreuzung eines *Triton marmoratus* Männchen von Porto mit 3 *Triton cristatus carnifex* von Neapel eine Menge Larven zu erhalten, welche jetzt, nach der Verwandlung, sich gleichfalls unzweifelhaft als hybrid herausstellen.

Doch muss betont werden, dass sowohl die Jacob'schen Bastarde, welche mittlerweile zu großen und schönen Tieren herangewachsen sind und vom Vater die grüne Färbung und Zeichnung der Oberseite, von der Mutter die orangerote, schwarzgefleckte Unterseite, die weißen Wärzchen (promina) des unteren Teiles der Flanken und den gelben Rückenstrich haben, als die von mir erzielten Bastarde eine Zuchtrasse darstellen, welche in der Natur aus tiergeographischen Gründen unmöglich ist und dass eine Kreuzung von *Triton marmoratus* und *Triton cristatus* subsp. *typica* (der gemeinen Kammolchform Deutschlands und der Nordhälfte Frankreichs), wie sie für die Heimat des *Triton Blasii* vorausgesetzt werden muss, noch nicht beobachtet wurde. Diese typische Kreu-

zung zu erzielen muss die nächste Aufgabe sein. Sie ist jedoch sehr schwierig, da die einheimischen Kammolche für Störungen während der Brunstperiode sehr empfindlich sind und eingewöhnte, gefangen gehaltene Tiere dieser Art selbst in der Hand der geschicktesten Urodelenpfleger nicht häufig in Brunst und noch seltener rechtzeitig in Brunst kommen.

Leichter wird es vielleicht sein, aus einer Kreuzung von *Triton marmoratus* Weibchen und *Triton cristatus carnifex* Männchen Bastarde zu erzielen. Und wie ich hoffe, wird da, wo die Natur versagt, die Kunst, oder besser gesagt, ein Kunstgriff nachhelfen: in dem Manuskript, welches der 1902 verstorbene Obermedizinalrat Dr. E. Zeller hinterlassen hat und dessen Veröffentlichung mir übertragen wurde, wird eine Methode künstlicher Befruchtung bekannt gegeben werden, welche für das Bastardierungsproblem ganz neue Aussichten eröffnet und die Versuche möglicherweise vom Zufall und der Mühe, welche die zum Teil recht schwierige Behandlung der Tritonen in der Gefangenschaft erfordert, unabhängig machen wird.

Jedenfalls genügen die bisher erzielten Resultate zum vollgültigen Beweis der Bastardnatur des *Triton Blasii.* Aber es wäre verfehlt, die Bezeichnung *Triton Blasii* darum aufzugeben. Sie soll auch künftig als Sammelbegriff für alle dem Formenkreis des *Triton cristatus* und *Triton marmoratus* angehörenden Mischformen dienen. Zu diesen gehören einmal die direkten Hybriden, welche, je nach der Herkunft der Elterntiere mit ihrer bedeutenden Variationsbreite in Färbung und Zeichnung, wieder unter sich verschieden sind und selbst wenn sie von einer „Brut“ entstammen, unter sich wesentliche individuelle Unterschiede aufweisen, sodann auch die Kreuzungsprodukte zwischen *Triton Blasii* und *Triton cristatus*, wie sie Boulenger, und zwischen *Triton Blasii* und *Triton marmoratus*, wie ich sie züchtete. Der Nachweis, dass *Triton Blasii*, entgegen der älteren Annahme, sich fortpflanzt und dass er fähig ist, mit Kamm- und Marmormolchen Mischlinge zu erzeugen, war eher erbracht als der durch Zuchtergebnisse gestützte Beweis, dass dieser *Triton* selbst ein Bastard ist. — Schon jetzt steht eine Fülle von Material zu meiner Verfügung, dessen Durchmusterung von Wert für das Studium der Vererbung von Färbung und Zeichnung in Anlehnung an das Mendel'sche Gesetz ist, und es liegt auf der Hand, dass fortgesetzte Versuche für zahlreiche Fragen der Biologie von Bedeutung sein werden. — Ausführliche Beschreibungen und kolorierte Abbildungen wird später mein grösseres Werk „Die Urodelen der alten Welt“ („Zoologica“, Stuttgart, Nägele's Verlag) bringen. [80]

Magdeburg, Juli 1903. Naturwissenschaftliches Museum.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 1. November 1903. № 22.

Kritisches und Polemisches.

Von Hans Driesch.

(Fortsetzung.)

Können nun weiter absolute Krümmungsverhältnisse als Reize für die lokale und qualitativ bestimmte Formreaktion determinierend sein? Es lag Noll auf grund seiner Befunde wohl ferner, diese Frage aufzuwerfen. Ja, er scheint in gewissem Sinne ihre positive Beantwortung geradezu ohne weiteres für möglich zu halten: er betont ganz besonders (p. 403 f.) das Receptionsvermögen für absolute Spannungswerte.

Es scheint mir, dass es gerade auf die relativen ankäme. Man denke an meine Versuche mit ganzen, halben, viertel, achtel, ja, auf der anderen Seite, mit doppelten Seeigeleiern: proportionale Ausgestaltung des „Ganzen" ist stets das Resultat; man denke ferner an die Versuche an *Tubularia*, wo mit wechselnder Stocklänge alle Dimensionen der Anlage proportional wechseln, man denke an die Versuche mit Echinodermengastrulis, mit *Clavellina*. Hier könnten, wofern „Spannungen" hier überhaupt in Betracht kommen, nur relative Werte wirksam sein.

Mit der Zulassung relativer Reizwerte wird aber nichts anderes eingeführt, als geradezu ein Einfluss der Größe des ganzen Systems auf die Reaktionsart seiner einzelnen Teile: Kurz, wir haben nichts anderes als das Differenzierungsgesetz harmonisch-äquipotentieller Systeme vor uns. Die angeblich feste „Permanenz der substantiellen Grundlage der Formbildung" hat sich als eine

nicht starre, sondern als eine harmonisch regulierbare Grundlage erwiesen.

Mir scheint in der That, dass Noll's „Morphästhesie“ auf ganz dasselbe wie meine Entelechielehre hinauskommt, wenn man gewisse Ergänzungen mit ihr vornimmt, und solche Ergänzungen muss man meines Erachtens mit ihr vornehmen. —

Noll polemisiert gegen meinen ersten, auf die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme gegründeten Beweis der Autonomie von Lebensvorgängen: „auf Grund der durch Oberflächenkräfte vermittelten Formreizbarkeit“ werde alles „als Auslösungsphänomen verständlich“ (408); „Vitalismus“ erscheint „entbehrlich“.

Ich selbst habe ja mein Differenzierungsgrundgesetz „als Auslösungsphänomen verständlich“ zu machen versucht[1]). Aber was war das für eine Verständlichkeit“? Gerade wenn ich „das streng kausale Schema wahren“ wollte, zeigte sich das Neue, Autonome der Sachlage erst recht, denn die einzelnen „Reize“ konnten dann nicht anders gedacht werden denn als Agentien (Fernkräfte), deren maßgebender Betrag mit der absoluten Systemgröße variabel war!

Durch diese Wendung hört, scheint mir, eine wirkliche Bedeutung des Begriffes des auslösenden Einzelreizes auf; eben deshalb habe ich das streng kausale Schema als unnütze Begriffsspielerei hier später überhaupt nicht mehr angewandt.

Noll selbst betont, dass bei großen und bei kleinen Kugeln doch die durch die Krümmungsradien gemessenen absoluten „Spannungen“ verschieden seien; derselbe Gesichtspunkt lässt sich auf geometrisch ähnliche Körper von wechselnder Krümmung anwenden. Daraus folgt aber schlagend, dass eben Absolutes hier nicht „empfunden“ wird, sondern nur Relatives, Relatives ... zum „Ganzen“.

Zur Verdeutlichung der Sachlage könnte man hier vielleicht die Lehre von den „Lokalzeichen“ gleichnisweise heranziehen: meinetwegen mag also der embryonale Organismus seine Lage „empfinden“, aber das Zeichen, das ihm (sei es als Spannung oder irgendwie sonst) diese „Empfindung“ giebt, hat nur in seiner Beziehung zur jeweiligen Gesamtheit der Zeichen einen Sinn.

Eine feste maschinelle Beziehung eines Frühstadiums zum Endstadium kann es eben darum nicht geben.

„So wird die definitive Gestalt des fertigen Organismus gewissermaßen als Faktor in die Entwickelungsvorgänge eingeführt“ (409), so sagt Noll, und ungefähr ebenso sagte ich.

---

1) Driesch, Die Lokalisation. Arch. Entw.-Mech. 8, 1899, p. 77. Auch Separat.

Nun kommt noch gar dazu, dass Noll den Gedanken an materielle „Anlagen“ oder „Keimchen“ für die Formleistungen verwirft.

Was trennt ihn da noch von der „Entelechie“, der „intensiven Mannigfaltigkeit“ als bestimmender Größe?

Und was trennt ihn davon, wenn er die „Unsterblichkeit“ der sogenannten embryonalen Substanz mit den Worten verwirft: „Das Unsterbliche ist der Gestaltungstrieb, die nimmer erlöschende morphogene Fähigkeit“ (420). Dieser Satz könnte wohl auch von mir irgendwo geschrieben sein. Und auch ich würde, z. B. in Bezug auf „äquifinale Regulationen“ unbedenklich den Satz aussprechen, dass (p. 409) „mit dem Regulativ die Finalität in einer Art prospektiver Kausalität gesichert“ sei.

Was ist „Vitalismus“ [1]), wenn er das nicht ist? —

Ich muss nach diesen allgemeinen Betrachtungen auf gewisse gegen meinem „zweiten Beweis“ von Noll gerichtete Bemerkungen kurz eingehen: Noll meint, „eine kreisrunde körperliche dreidimensionale Scheibe“ lasse sich doch „durch den Kreisflächen parallel geführte Spaltung“ in zwei „ganze“ Teile zerlegen (p. 408). Es ist wohl von meinem Kritiker übersehen worden, dass ich mich gerade gegen diesen Einwand (Org. Regul. p. 187) gesichert habe, da er mir schon während der Niederschrift meiner Arbeit von befreundeter Seite gemacht ward: die „Maschine“, welche der Organisationsentstehung zu Grunde liegen „könnte“, müsste nämlich nach allen drei Coordinaten des Raumes verschieden spezifiziert sein, so dass jedem Wert jeder dieser Koordinaten eine andere Spezifität entspräche. Nur für eine Koordinate wiederholen sich bekanntlich meist die Spezifitäten spiegelbildlich. Unsre „Maschine“ „könnte“ also wohl in zwei spiegelbildliche Hälften zerlegt werden, aber ... ein halbes Schiff ist kein ganzes Schiff.

1) An einer Stelle (p. 408) sagt Noll geradezu: „In der bestimmt variablen, vom Organismus auf das Ei, wie von diesem auf dessen isolierte Teilstücke (Blastomeren) mit ihrem Organ, der Hautschicht, übergehenden morphästhetischen Reizbarkeit ist das „intensiv Mannigfaltige“ gegeben, das Driesch ... fordert.“

Bei wörtlicher Deütung dieser Stelle würde auch der leiseste Unterschied zwischen Noll's und meinen Ansichten wegfallen, und meine ganze Diskussion wäre überflüssig.

Wer „intensiv Mannigfaltiges“ als elementaren Naturfaktor zulässt, der lässt eben Entelechie zu. Die morphästhetische Reizbarkeit, als unauflösbares, aber nur diskussiv denkbares Gedankending wäre nach Noll der autonome Faktor des Lebens.

Nun giebt es aber eben andere Stellen bei Noll, die nicht so deutlich sprechen. Warum z. B. will er den „Vitalismus“ ablehnen? Sollte er sich etwa unter „Vitalismus“ irgend etwas Ungeheuerliches vorstellen, was dieser gar nicht zu sein braucht? (Etwa einen „kausallosen“, „bewussten“ Faktor oder dergleichen?) Ich glaube sagen zu können, dass ich so einer Vorstellung keine Nahrung gegeben habe.

Fassen wir nun noch einmal unser allgemeines Urteil über die Stellung Noll's zur Lehre von der Entelechie zusammen: materielle Anlagen als vorgebildete Grundlagen der Formbildungsprozesse verwirft Noll, das „embryonale Plasma" ist ihm nur ein allgemeines Reservoir. Die „Ursachen" (Auslösungen, Reize), welche er für das Ingangsetzen jedes einzelnen Formbildungsvorganges postuliert, können, wie die experimentellen Daten lehren, keine absoluten, sondern nur relative Größen sein, und zwar sind sie „relative" in Bezug auf die absolute Größe des zur Verfügung stehenden Ganzen und auf den dieser absoluten Größe entsprechend fertig gedachten Organismus. Wenn also wirklich, wie Noll wahrscheinlich machen zu können glaubt, die Hautschicht das eigentlich Reaktionsbestimmende bei morphogenen Prozessen ist, so ist sie doch jedenfalls keine „Maschine"; denn ihre und auch des embryonalen Plasmamaterials absolute Größe kann beliebig variieren, und die als relativ gekennzeichneten „Einzelursachen" sind eigentlich gar keine Ursachen, sondern bloße Lagebeziehungen.

Mit solcher Einsicht aber ist Noll's Standpunkt als dem meinigen in allen wesentlichen Punkten aufs naheste verwandt erkannt worden; implizite finden sich auch in ihm meine sämtlichen analytischen Begriffe und Darlegungen: auch die Folgerungen müssen daher identisch sein. —

Die in seinem Buche „Vitalismus, Elementare Lebensfunktionen"[1]) niedergelegten Anschauungen K. C. Schneider's sind im Grundergebnis den meinigen ebenso verwandt wie diejenigen Noll's. Mit Noll teilt Schneider im Besonderen das Bestreben, eine sozusagen einzelkausale Auffassung der Formbildung an Stelle meines Entelechiebegriffes zu setzen; wie wir sehen werden, mit demselben Misserfolg.

In der Methode weicht aber Schneider von Noll und noch mehr von mir erheblich ab: es fehlt der streng analytische, wirklich zu beweisen versuchende Gang. Das Ganze giebt sich als eine Art All-Theorie, behauptet, fingiert (nach Ehrlich'schem Schema) und geht synthetisch vor, während ich hier wohl die Gelegenheit benutzen darf, noch einmal wieder zu betonen: dass meine Bestrebungen sich durchaus bescheiden, sich bewusst begrenzen, dass ich schrittweise vorgehe, und nur für ganz bestimmte Gruppen von Lebensphänomenen ihre Autonomie bewiesen zu haben behaupte. Das scheidet mich methodisch scharf von Schneider und stellt diesen andererseits mit J. Reinke[2]) in nahe Beziehung.

Beginnen wir unsere Erörterung der Ansichten Schneider's mit Betrachtung seiner Stellungnahme zu meiner Entelechielehre;

---

1) Leipzig und Wien 1903.
2) Vergl. Driesch, Biol. Centralbl. 22, 1902, p. 455f.

er ist sich dessen bewusst, dass unsere „Anschauungen in letzter Instanz dort zusammenfallen“ (p. 19 Anm.), aber meine besondere Art der Auffassung des autonomen Lebensfaktors hält er für reformbedürftig. Bezüglich jenes Zusammenfallens unserer Grundanschauungen hat Schneider wohl, wenn ich einen später zur Erörterung kommenden, nicht unwesentlichen Punkt hier außer Acht lasse, recht; für reformbedürftig erklärt er meine Ansicht seltsamerweise gerade nach derselben Seite hin, wie es Noll that: mein autonomer Lebensvorgang, die auf Auslösung hin erfolgende Selbstentfaltung der potentiellen Entelechie nämlich, sei ein ganz „unmögliches Geschehen“ (p. 11); eine „Bethätigung der Konstanten am eigenen System“ gäbe es nicht (p. 12).

Schneider geht hier einmal davon aus, dass ich die Entelechie den Konstanten der Physik und Chemie parallelisiert habe[1]), zum anderen hält er sich wohl an gewisse in meinem letzten entwickelungsphysiologischen Referat gegebene Analysen über die besondere Stellung der Entelechie zum Kausalitätsbegriff[2]).

Ich kann nun seinem Einwand nur dieses eine erwidern: nämlich, dass eben die Entelechiekonstanten gerade nur durch die „Bethätigung am eigenen System“ gekennzeichnet sind. Deswegen gerade heißt mir hier das Potentielle „Entelechie“ und nicht „Dynamis“. Wenn solche Selbstbethätigung von Konstanten auch „sonst in der ganzen Natur nicht vorkommt“ (p. 12) — nun, so kommt sie eben hier vor[3])

Und worin besteht nun die „Auflösung“ der Entelechie in „Kausales“? Es sollen Reize da sein, die sich aus den Lagebeziehungen der Zellen zu einander ergeben“ (p. 14); autonom seien die Lebensvorgänge trotzdem, indem nämlich die Reize eine besondere Art von Energie (vergl. hierzu Ostwald)[4]) in Bethä-

---

1) Vergl. Organ. Regul. p. 108ff.

2) Hierzu Driesch, Ergebn. d. Anat. u. Entw. XI für 1901 (1902), p. 906f. Wenn er diese Analysen übrigens so verstanden hat, dass in der Befruchtung die Ursache für alle Entwickelungsentfaltung gegeben sei (p. 13), so ist das irrtümlich: was in sich geschlossen ein harmonisch-äquipotentielles System, und was dessen eigentliche Autonomieleistungen sind, ist in jedem Fall besonders festzustellen. Halte ich ja doch die formativen Reize im Sinne von Herbst durchaus nicht für überflüssig, sondern nur für unzureichend.

3) Den Ausdruck „Bethätigung am eigenen System“ habe ich selbst nicht gebraucht; ich habe von „Beziehungen auf Aeußeres“ (Dynamis) und von „Geschehen nur in Hinsicht auf ihn (den Lebenskörper) selbst“ (Entelechie) geredet (Org. Reg. p. 203/4). Es ist hierbei zu beachten, dass die als Dynamis bezeichneten anorganischen Konstanten sich sehr wohl auch „am eigenen System bethätigen“, aber sie haben außerdem stets „Beziehungen auf Aeußeres“. Die Konstante der spezifischen Wärme ist maßgebend für den Energiegehalt „des eigenen Systems“ und bestimmt außerdem sein aktives and passives Verhalten nach außen mit. Durch solche Betrachtung wird Schneider's Einwand erst recht hinfällig.

4) S. Driesch, Biol. Centralbl. 22, 1902, p. 447f.

tigung treten ließen. Sehen wir von der „neuen Energieart" einstweilen ab, so reduziert sich Schneider's „kausale Auflösung", nur in weniger analysierter Form dargeboten, auf dasselbe, was von Noll in diesem Sinne vorgebracht ward. Dass nach Schneider das Centrosoma das eigentlich Empfindliche und Reaktionsbestimmende sein soll (p. 210 ff.), geht uns als gänzlich hypothetisch dabei nichts an.

Auch Schneider also redet gewissermaßen von „Lokalzeichen"; in einer älteren Terminologie[1]) von mir redend, lässt er jeder Körperstelle besondere „Positionsreize" (p. 209) entsprechen; „Strukturreize" (p. 211) kommen dazu; die Reizleitung bietet prinzipielle Schwierigkeiten nicht.

Der unbefangene Leser glaubt hier vielleicht wirklich eine „kausale Auflösung" der Entelechie gelungen; das ist natürlich noch weniger als bei Noll der Fall: haben wir doch, ganz abgesehen von unseren ursprünglichen Schriften, jene angeblichen „Einzelreize", jene „Positionsreize" Schneider's gerade oben wieder analysiert und sie durch den Nachweis ihrer durchaus relativen Natur jedes Charakters als für sich bestehender Einzelursachen entkleidet. Die „Strukturreize" mögen natürlich als wahre Einzelreize oft daneben bestehen; davon habe ich selbst oft geredet.

So scheint es mir denn, als ob in den bisher erörterten Hinsichten Schneider's Auffassung der meinigen noch verwandter ist, als er selbst glaubt: seine „Zellpsyche" (p. 212) ist in der That meine Entelechie, und über den Begriff von deren Entfaltungsfähigkeit kausal vorzudringen, ist ihm nicht gelungen — weil das eben nicht gelingen kann.

Wenden wir uns nun noch einer kurzen Prüfung der Gesamtansicht Schneider's vom Leben zu.

Man könnte Schneider's Theorie vom Leben als vitalistischen Materialismus bezeichnen, wenn man es zulässt, dass das Wort Materialismus etwas anders als üblich, nämlich rein wörtlich und ganz unbefangen verstanden wird: wie Pflüger, Verworn, Loew, Kassowitz und andere, so sieht auch Schneider in einer besonderen Stoffart, einer durch bestimmte chemische „Zusammensetzung" gekennzeichneten „lebenden Substanz", die Grundlage der Lebensvorgänge. Er unterscheidet sich von den genannten Forschern nun aber ganz wesentlich dadurch, dass er, mit dieser neuen lebenden Substanz untrennbar verbunden, besondere im „Anorganischen nicht vorhandene" Wirkungsweisen annimmt. E. Montgomery[2]) hat kürzlich ähnliche Ansichten geäußert.

Die „lebende Substanz" wird nach Ehrlich'schem Schema, doch komplizierter gedacht: sie kann „erregt" werden und wirkt

1) Vergl. Driesch, Mitt. Zool. Station, Neapel 11, 1893, p. 247.
2) To be alive, what is it? The Monist 1903, p. 166.

dann in jedesmal spezifischer, analysierender oder synthetisierender Weise auf das anorganische Material, ohne sich selbst dabei zu verändern. Das Leben ist also „ein Prozess besonderer Art, von dem der Stoffwechsel uns nur gewissermaßen die Außenseite zeigt“ (p. 173). Die „Erregung“ selbst ist nichts Chemisches.

Das Neue, nicht Chemische und nicht Physikalische wird, ähnlich wie bei Ostwald, als neue Energieart gedacht; ich lasse diese Frage, die ich bald eingehend zu behandeln gedenke, hier, unter Hinweis auf meinen vorigen Artikel dieser Serie, absichtlich unberücksichtigt. Auch meine „Entelechie“ soll im wesentlichen auf eine „neue Energieart“ hinauskommen. — „Energie“ ist doch nur ein Maß-Begriff!

Ein seltsamer Rückfall in den Materialismus vulgaris scheint es mir zu sein, wenn Schneider plötzlich (p. 244) die Erregung sich als vielleicht durch „eigenartige Schwingungszustände der Atome“ bedingt vorstellt.

Im übrigen steht unser Autor auf solipsistischer Basis, wendet aber die Worte „Empfindung“ (z. B. p. 244/5) und auch „Bewusstsein“ (z. B. p. 247) nicht immer einwandsfrei an[1]).

Schneider hat, wie mir scheint, bei Entwickelung seines materialistischen Vitalismus ganz richtig gefühlt, dass die physiologische Chemie uns an Thatsachen eben nur Umsetzungen bekannter Stoffarten, aber nie eine „lebende Substanz“ kennen lehrt. Mit Recht stellt er daher seine „Lebenssubstanz“ sehr in den Hintergrund. Ja mir scheint, er hätte noch besser gethan, dem Lebensfaktor den letzten Rest von „Materialität“ zu nehmen und ihn unbefangen und unbestimmt nur als „Agens“ zu bezeichnen. Man lese hierüber den Abschnitt B. V. in meinen „Organischen Regulationen“ nach; ich sehe mich nicht veranlasst, hier wesentliches zu ändern[2]).

Ja, mir scheint, Schneider war einmal nahe daran, die überflüssige Rolle seiner „lebenden Substanz“ einzusehen; erkenntniskritisch lässt es sich zwar wegen der seltsamen Verwendung des Wortes „Bewusstsein“ beanstanden, aber sachlich besagt es wohl etwas sehr wesentliches, wenn Schneider (p. 247) bemerkt, „auch der komplizierteste Bewusstseinsvorgang kann sich nur in einem

1) S. hierzu meine „Seele“, § 20 u. 48.

2) Erwägung verdient vielleicht die Art und Weise, in welcher Schneider die Notwendigkeit der Atmung nicht nur für Leistungen, sondern für bloßes Fortleben (bei den Aerobionten) im Gegensatz zu mir erklärt hat: er meint, durch Sistierung der Atmung würde eben wegen Sistierung der Leistungen zugleich die Fortschaffung der Stoffwechselprodukte aufgehoben. Diese wirkten dann durch ihre Anwesenheit giftig. „Die Verbrennungsprodukte, nicht die Verbrennungssubstrate“ (p. 135) würden also hier Atmung selbst für bloßen Fortgang des Lebens notwendig machen. S. hierzu Org. Regul. p. 140f. Man vergleiche auch Aeußerungen in Neumeister's unten zur Erörterung kommender Schrift.

einzigen Molekül abspielen." Hierzu vergleiche man meine „Seele" § 91. Hier meine ich, haben wir die Entelechie, die intensive Mannigfaltigkeit vor uns, wie sie sich als „Psychoid" aus dem Studium der Bewegungen der Organismen ergiebt.

Am Beschluss der Erörterung von Schneider's Lebenstheorie darf wohl nochmals betont sein, dass es sich hier eben um eine nicht eigentlich analytisch bewiesene, sondern um eine größtenteils apodiktisch hingesetzte Pantheorie handelt, und dass sie daher methodisch mit meinen Bestrebungen höchstens, soweit die „Gedanken über Atmung und Assimilation" in Betracht kommen, zu vergleichen ist.

Solche Pantheorien können sicherlich auch nützlich und anregend sein. Das eigentlich bleibende im Wissenschaftsverlauf sind aber doch wohl mit Hilfe streng analytischer Begriffe analytisch gewonnene Sonderheitsgesetze oder Allgemeinbeziehungseinsichten. —

Wir wenden uns jetzt wesentlich anders gearteten Betrachtungen zu. Galt es bisher, Ansichten, die den unserigen verwandt waren, womöglich zur Identität mit dem eigen Vorgebrachten zu zwingen, so erörtern wir jetzt Ergebnisse und Meinungen eines Forschers, welche von ihm selbst zu ausdrücklicher prinzipieller Bekämpfung unseres Ansichtengebäudes vorgebracht worden sind.

Hier wollen wir zu zeigen versuchen, dass die so verwendeten Ergebnisse zu dieser Bekämpfung unserer Ansichten durchaus nicht zwingen, dass sie sich sehr wohl mit ihnen vertragen, ja zu ihrer Ergänzung dienen, da sie im wesentlichen ein ganz anderes Feld biologischer Phänomene betreffen, als das ist, dessen Bearbeitung uns unsere Resultate und unsere Ansichten als Ernte ergab.

Durch Jahre hindurch sind von Klebs eine Reihe mannigfach variierter, sorgfältiger Versuche über die Möglichkeit einer Beherrschung der pflanzlichen Organisation, anfänglich sich auf Thallophyten beschränkend, dann auf Phanerogamen weithin ausgedehnt, geführt worden. Allgemeine Gesichtspunkte waren dabei leitend; eine Gegnerschaft gegen „Vitalismus" trat wohl erst allmählich hinzu[1]).

Ueberblicken wir zuerst in Kürze die verschiedenen Kategorien der durch analytische Versuche zu Tage geförderten Phänomene:

Klebs kann durch verschiedene Mittel, z. B. durch Nahrungsentzug nach stattgehabter guter Ernährung, den Eintritt der Fort-

1) Klebs, Jahrb. wiss. Bot. 35, 1900, p. 1; namentlich aber: „Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen; Ein Beitrag zur Physiologie der Entwickelung." Jena 1903.

pflanzung hindern oder beliebig hervorrufen[1]); solches gilt für Thallophyten und für Phanerogamen gleichermaßen. Auch können z. B. bei *Saprolegnia*, *Ascomyces* u. s. w.) im Beginn der Entstehung befindliche Fortpflanzungsorgane wieder rückgebildet werden oder (z. B. bei *Glechoma hederacea*) schon blühende Triebe zum Umschlag ins Vegetative veranlasst werden, wenn die zur Fortpflanzung führenden Bedingungen wieder abgestellt sind.

In vielen Fällen, z. B. bei *Saprolegnia, Vaucheria, Ajuga reptaus*, ließen sich die verschiedenen Phasen des organisatorischen Ablaufs, z. B. bei dem Pilze die verschiedenen Formen der Vermehrung, bei der Phanerogame Spross-, Rosetten-, Ausläuferbildung, durch Anwendung gewisser Agentien beliebig hervorrufen. Entstehungsort und Reihenfolge der Phasen waren hier geändert; diese zweite Versuchsserie begreift die erste gleichsam als besonderen Fall unter sich. Es ist klar, dass es sich in den beiden bis jetzt besprochenen Versuchsserien um die Beeinflussung von Anlageentstehungen handelt.

In einer folgenden Serie kommen Anlagedeterminationen in Frage, Bestimmungen über die Entfaltungsart mehrpotentieller, schon vorhandener Anlagen in meiner Terminologie. Bei *Veronica chamaedrys* können z. B. Inflorescenzanlagen zur Entfaltung in Laubblätter gebracht werden. Viele Zwischenformen giebt es hier; überhaupt weist die Gesamtheit der Phänomene hier auf selbstständige Beeinflussbarkeit jeder „Einheit“ der Organisation hin. Mit Recht verweist hier Klebs auf die treffliche Darstellung der pathologischen Pflanzenhistologie von Küster[2]). Die Frage, ob Organe verschiedener „Kategorie“ (Wurzel — Spross) ineinander in der geschilderten Art überführbar sind, wird wohl mit Recht noch offen gelassen; allerdings erscheint ihre künftige Bejahung wahrscheinlich.

Am wichtigsten ist für uns das Kapitel „Regeneration“, das wir allerdings lieber, um Missverständnisse zu vermeiden, „Restitution“ überschreiben würden. Klebs geht hier von Versuchen von Wakker und Goebel aus: die blattbürtigen Sprossknospen von *Bryophyllum* konnten zum Austreiben gebracht werden nicht nur durch Isolierung der Blätter, sondern auch durch Entnahme oder durch Eingypsen der Vegetationspunkte derselben, durch Durchschneidung des Mittelnerven, durch Untertauchen des Ganzen. Eigene Versuche wurden an *Salix alba vitellina* angestellt: ohne

---

1) Es handelt sich wirklich um ein Hervorrufen, nicht, wie ich Org. Regul. p. 33 meinte, nur um eine Beschleunigung der Fortpflanzung. Ich gebe der Bemerkung von Klebs auf p. 29 hier Recht; „normalerweise“ schreitet der Pilz deshalb immer zur Fortpflanzung, weil er selbst sich eben durch seinen Stoffwechsel immer die dazu notwendigen Bedingungen schafft.

2) Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

jede Entnahme oder Verletzung lassen sich an Sprossen dieser Form Wurzeln überall in starker Feuchtigkeit hervorrufen. Bei anderen Weidenarten gelingt dasselbe nach Abschaben des Korkes. Offenbar muss die Rinde bis aufs Cambium von Wasser durchtränkt sein.

Hiermit wäre wohl das für unsere Zwecke wesentlichste der wichtigen Experimentalresultate von Klebs, nach seiner gleichsam äußeren Seite hin betrachtet, dargestellt.

Suchen wir nun, immer noch in enger Anlehnung an die eigentlichen Klebs'schen Befunde, tiefer zu dringen, so fällt wohl als erstes die Unmöglichkeit einer sicheren Präzisierung fast aller die Experimentalresultate bedingenden „Reize" auf. Durch ganz verschiedene äußere Faktoren lässt sich oftmals ganz dasselbe erzielen.

In klarer Weise ist (p. 7) von Klebs der Begriff der „Potenz" von demjenigen der „inneren Bedingung" auseinander gehalten worden. Letzterer ist wohl ungefähr dasselbe, was ich als „sekundären oder wahren" Reiz, im Gegensatz zum primären Reiz („äußere Bedingung" bei Klebs) bezeichnet habe (Org. Reg. p. 121). Es erscheint verständlich, dass Variationen von verschiedenen äußeren Faktoren oft immer nur ein und denselben inneren, und zwar womöglich gleichsinnig, ändern können (Klebs p. 57), wie auch die Variation nur eines äußeren Faktors (z. B. des Lichts) oft alle möglichen inneren (Klebs p. 94) zu verändern vermag.

Das Wort „Faktor" habe ich soeben in ganz besonderer Absicht gebraucht, und hier komme ich auf einen Punkt, in dem Klebs meines Erachtens etwas weiter in der Analyse hätte gehen müssen. Er subsumiert seine Agentien dem Herbst'schen Begriff der „formativen Reize"; in diesem Begriff hat das Wort „Reiz" einen ausgeprägt kausalen Sinn, und zwar in Hinsicht recht eigentlicher, engbegrifflicher Kausalität. Sind nun Klebs' „Faktoren" Reize in diesem Sinne?

Es scheint mir, als sei eben die Entscheidung dieser Frage nicht hinreichend versucht worden. Ich selbst habe immer sehr scharf zwischen Reiz und Mittel unterschieden[1]), ferner schied ich scharf zwischen den Begriffen rein formativ und adaptiv[2]).

Lassen wir die letztere Unterscheidung einstweilen noch außer Beachtung, so scheint mir die Unbestimmbarkeit und Mehrdeutigkeit der „äußeren Bedingungen" gerade in den ersten Kategorien der Klebs'schen Versuchsreihen darauf hinzuweisen, dass hier zum

1) Vergl. besonders Driesch, Ergebn. d. Anat. u. Entw. XI für 1901 (1902), p. 843f., 880.

2) Org. Regul. p. 23ff.

mindesten in manchen Fällen sicherlich Mittel für Organbildung in Frage kamen, nicht eigentlich „Reize". Man denke hier an Vöchting's[1]) jüngste thermochemische Erwägungen! Redet doch übrigens Klebs selbst davon, dass seine Objekte wohl oft wegen gewisser Mängel „nicht mehr reagieren" (p. 58); hier ist wenigstens implizite der Begriff des Mittels eingeführt.

Dann aber würden zwar viele der Klebs'schen Ergebnisse nicht als Chemo-, Hydro-, Photo- u. s. w. „Morphosen" (Sachs, Herbst) zu bezeichnen sein, während doch kein Grund vorläge, diese Begriffe überhaupt, wie Klebs (p. 93) will, abzuschaffen.

Doch gehört ein näheres Verfolgen dieser Frage an diese Stelle nicht.

Unserem eigentlichen Ziele jedoch, der Frage nach Klebs' Stellung zur Teleologie und zu noch anderen Dingen, nähern wir uns aber allmählich, wenn wir, soweit nicht „Mittel", sondern echte Reize in Frage kommen, die Alternative „rein formativ oder formativ-adaptiv" aufwerfen.

Ich habe bei den folgenden Ausführungen nicht allein Klebs, sondern auch sehr wesentlich die trefflichen Erörterungen von Küster mit im Auge, der eine gewisse Gegnerschaft gegen meine oder verwandte Ansichten zwar an keiner Stelle ausgesprochen, aber doch ziemlich oft durchblicken gelassen hat.

Folgendes sei vorausgeschickt: Das Wort adaptiv fällt unter den höheren Begriff regulatorisch; beides sind, unbefangen angewendet, rein deskriptive, teleologische Begriffe. Ihnen haftet gar keine „Theorie" an; es handelt sich um unmittelbare naturwissenschaftliche Thatsächlichkeit. „Adaptiv" ist eine Reizreaktion, wenn durch sie der Organismus zum Leben unter den gesetzten Umständen besser befähigt ist als ohne sie, wobei mehrfache adaptive Potentialität desselben Gebildes gar nicht einmal erforderlich ist. Das ist nun allemal festzustellen; bisweilen wird es leicht sein, bisweilen schwer. Ich gebe Küster gern zu, dass hier oft leichtsinnig verfahren ist (gerade von Botanikern); aber dass es adaptive Formreaktionen giebt (Zugeffekte u. s. w.), ist gar nicht zu leugnen. Ob es Sinn hat, von Adaption zu reden, wenn es sich, wie oft (aber nicht immer!) bei den Wassermodifikationen der amphibischen Pflanzen, nur um Hemmungen handelt, mag hier ununtersucht bleiben; ihre Landmodifikationen sind jedenfalls adaptiv.

Immer wieder sei betont, wie wenig mit dem bloßen Nachweis des Adaptiertseins geleistet ist: Ich selbst habe nie aus der Thatsache adaptiver Formativreaktionen das geringste Kapital für meine Autonomielehre gezogen;

1) Bot. Zeit. 1902, p. 87.

Klebs scheint das nach manchen Stellen seines Buches zu denken. —

Doch berührt denn alles dieses eigentlich mein Autonomieproblem? Ganz und gar nicht! Man kann sich der mannigfachen „Beherrschungs“-Versuche von Klebs freuen, ohne an die Beweise für die Entelechie auch nur zu denken. Sie sprechen gewiss nicht dafür, aber auch nicht dagegen: sie haben gar nichts mit ihnen zu thun.

Ja, dass auch die Restitutionsversuche, die unser Botaniker ausführte, das Entelechieproblem, oder wenigstens die Beweise für die Lebensautonomie gar nicht berühren, sei nun im folgenden dargethan.

Wir haben hier vom Begriff der Reizvermittlung bei Restitutionen zu reden. Klebs stellt die Sachlage in ganz allgemeiner Form so dar, als hätte ich allemal das „Nichtmehrvorhandensein“ von etwas als wahren Reiz von Restitutionen ausgegeben (p. 99). Das war mir aber nur eine Alternative und noch dazu eine solche, die tiefergehender Analyse bedürftig war!

Für echte (tierische) Regeneration hatte ich Auslösung durch die Wundfläche als solche (infolge von Widerstandsaufhebung?) ebenfalls als denkbar zugelassen; für die pflanzlichen, nicht regenerativen Restitutionen musste leider fast alles im Dunkeln bleiben: bloß quantitative Steigerungen, etwa der Intensität oder Konzentration des Saftstroms, schienen mir hier zur Hervorrufung spezifischer Qualitäten ungenügend, zum mindesten jeder Analogie mit normalen Entwickelungsvorgängen entbehrend zu sein, als geradezu undenkbar habe ich aber auch ihre auslösende Aktion nicht bezeichnet. Klebs und auch Küster haben die Berechtigung des Grundzuges dieses Gedankenganges ausdrücklich anerkannt.

Wie stellen sich nun die neuen Restitutionsversuche von Klebs zum Problem der Restitutionsvermittlung. Es ist doch nur ein Fall und noch dazu ein recht einfacher, in welchem Klebs sonst als restitutives auftretendes Geschehen rein formativ hervorrief: die Wurzelbildung an Weidensprossen; die Versuche an *Bryophyllum* kommen in seiner Diskussion mit dazu.

Bei letzteren handelt es sich nur um ein Austreiben von schon Vorhandenem: hier mag die auslösende Ursache vielleicht wirklich in den Aenderungen der Wasserversorgung liegen. In den Weidenversuchen handelt es sich um Neubildungen.

(Schluss folgt.)

Descendenztheoretische Streitfragen,

eine Rechtfertigung meiner Kritik der Schrift von Prof. Jaekel „Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung“

von Prof. L. Plate, Berlin.

(Schluss.)

V. Jaeke'ls Ansichten über „Metakinetische Aenderungen“.

Unter Metakinese versteht Jaekel eine „Umschüttelung“, eine „fast gewaltsame, jedenfalls tiefgreifende Umgestaltung einer Form, die selbstverständlich nicht im erwachsenen Zustand derselben denkbar wäre, sondern nur in frühen Jugendstadien erfolgen kann, in denen die einzelnen Organe noch nicht histologisch spezialisiert sind und deshalb noch eine mehr oder weniger selbständige Plastizität besitzen“ (p. 34, 35.) Auf p. 50 erfahren wir noch, dass es sich hierbei nicht bloß um unerhebliche Abänderungen, wie etwa bei der Heterogenese von Korschinsky oder den Mutationen von de Vries handeln soll, sondern dass er „der Metakinese auch wesentliche, die Korrelation der Teile stark beeinflussende und daher physiologisch sehr wichtige Umformungen“ zu Grunde legt. Wenn man dies liest, sieht man sofort, dass Jaekel keinen irgendwie neuen Gedanken mit dem neuen Terminus „Metakinese“ verbindet, sondern dass er nur die alte Lehre von der „sprungartigen Evolution“ meint. Die Kinder sollen nicht den Eltern gleichen, sondern plötzlich mehr oder weniger erheblich von ihnen abweichen. Solche Anschauungen sind wie, gesagt, schon öfters vorgetragen worden und auch an kurzen Termini technici fehlt es nicht, so dass der Ausdruck „Metakinese“ zum mindesten überflüssig ist. Kölliker fasste sie 1864 zusammen zu einer „Theorie der heterogenen Zeugung“ und begründete ihre Möglichkeit mit dem Hinweis auf die Erscheinungen des Generationswechsels und der Metamorphose; Bateson schrieb ein dickes Buch über die Variabilität und gelangte zu dem Ergebnis, dass diese so oft diskontinuierlich (discontinous variation) sei, dass sprungartige, d. h. tiefgreifende und plötzliche Veränderungen in der natürlichen Entwickelung häufig sein müssten; Eimer schuf für die heterogene Entwickelung den kurzen Ausdruck Halmatogenesis und Korschinsky nannte sie Heterogenesis, wogegen freilich Jaekel mit Recht hervorhebt, dass die Korschinsky'schen Beispiele ebenso wie die „Mutationen“ von de Vries „unerhebliche Abänderungen“ betreffen. Im Irrtum aber befindet sich Jaekel, wenn er das Wort Heterogenesis ablehnt, weil es in der Zoologie in ganz anderem Sinne, nämlich zur Bezeichnung der Thatsache gebraucht werde, „dass innerhalb einer Art, z. B. bei Bienen und Ameisen verschieden ausgebildete Individuen (Arbeiter, Drohnen, Soldaten etc.) vorkommen.“ Wie er aus jedem Lehrbuch der Zoologie ersehen

kann, nennt man diese Erscheinung Polymorphismus, aber nie Heterogenesis. Hingegen ist das Wort „Metakinese“ schon seit Jahren für jenes Stadium der Karyokinese in Gebrauch, auf dem die Chromosomen sich spalten und auseinander rücken. Es darf also schon aus diesem Grunde nicht im Jaekel'schen Sinne gebraucht werden.

Der Name einer Sache ist gleichgültig, und da schon vier Termini technici für den Begriff der sprungartigen Evolution vor Jaekel in die Wissenschaft eingeführt worden sind, so könnte schließlich auch noch ein fünfter (Metakinese) hinzukommen, obwohl derselbe weniger bezeichnend ist als irgendeiner der früher gebildeten, denn bei „Umschüttelung“ denkt man gewiss erst in letzter Linie an einen organischen Prozess. Wichtiger ist die Frage, ob Jaekel irgendwelche zwingende Beweise für derartige plötzliche und „fast gewaltsame“ Veränderungen innerhalb einer phyletischen Reihe erbracht hat oder ob er solche Vorgänge wenigstens mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hat nachweisen können. Ich muss beides entschieden verneinen. In der Neuauflage meiner Selektionschrift habe ich p. 46—50 gezeigt, dass wir bis jetzt keine Thatsachen kennen, welche für sprungartige Umgestaltungen im Laufe der natürlichen Stammesgeschichte sprechen. Wenn die Natur einmal eine „Aberratio“, eine erhebliche Abweichung von der Norm, erzeugt, so geschieht es immer nur bei ganz vereinzelten Individuen und selbst, wenn solche Abnormitäten an sich erblich sind, also auf Abänderungen des Keimplasmas beruhen, werden sie im Laufe einiger Generationen wieder ausgelöscht. Nur das Eingreifen des Menschen vermag solche „Evolutionssprünge“ zu erhalten, wie die schwanzlosen Katzen, die Schafrassen mit 4 Hörnern und ähnliche Fälle beweisen. Diese Auffassung schließt nicht aus, dass in ganz vereinzelten Fällen solche Abnormitäten auch in der Natur durch zufälliges Zusammentreffen günstiger Isolationsbedingungen einmal sich erhalten haben und zu einer besonderen Art geworden sind.

Jaekel's erstes Beispiel betrifft das phyletische Verhältnis der *Cladocrinoidea* zu den *Pentacrinoidea.* Aus der Betrachtung der Jaekel'schen Abbildungen ergibt sich, dass beide Typen recht erheblich voneinander verschieden sind. „Bei den *Cladocrinoidea* sind in jedem Radius mehrere gleichwertige zweizeilige Finger vorhanden und jede solche „Hand“ auf ein ganzes System von Kelchplatten gestützt, die schließlich nach der Kelchbasis zu auf eine vertikale Reihe von meist drei Platten zusammenlaufen. Bei den *Pentacrinoidea* ist dagegen in jedem Radius ein einzeiliger, meist am zweiten Gliede gegabelter Arm vorhanden der sich stets nur auf eine Kelchplatte, das sogenannte Radiale, stützt. Diese Radialia schließen sich seitlich zu einem Kranze zusammen, der der Basis

aufruht, während bei den Cladocrinoideen zwischen den radialen Platten (Kostalia) interradiale (Interkostalia) eingeschaltet sind, die bis zum Basalkranz, ja sogar bisweilen noch zwischen dessen Elemente hinabreichen." Diese zwei so erheblich differenten Familien sollen nun nur durch 2 Gattungen miteinander im Stammbaum verbunden sein, indem Jaekel folgende Reihe konstruiert:

Cladocrinoidea → *Perittocrinus* → *Porocrinus* → *Pentacrinoidea*

In zwei grossen Sprüngen soll sich also diese „Umschüttelung" vollzogen haben, und zwar „in geologisch sehr kurzer Zeit, nämlich innerhalb des Untersilur während des Absatzes zweier nahezu gleichalterigen Schichten (Vaginatenkalk des baltischen Silurgebietes, Chazylimestone und Trentonkalk in Nordamerika)." Ich muss offen gestehen, ich begreife nicht, wie Jaekel zu einer so kühnen, durch nichts bewiesenen und unseren bisherigen allgemeinen Anschauungen so völlig widersprechenden Behauptung kommen konnte. Ich bezweifle nicht, dass zwischen jenen Formen ein entfernter genetischer Zusammenhang existiert, meine jedoch, dass die einzelnen Etappen dieses Stammbaums uns erst höchst unvollkommen bekannt sein dürften, denn jene 4 Formen sind so außerordentlich verschieden voneinander, dass sie unmöglich direkt auseinander entstanden sein können. Nur die allerzwingendsten Gründe könnten Jaekel's Schlussfolgerungen rechtfertigen. Diese fehlen hingegen vollständig, wie aus folgendem hervorgeht:

1. Da alle diese Formen ungefähr gleichzeitig im tiefen Untersilur und noch dazu in zwei Kontinenten auftreten, lässt sich der genetische Zusammenhang aus der geologischen Schichtenfolge nicht rekonstruieren. Das wesentlichste Beweismoment für die Erschließung fossiler Stammbäume versagt also hier. Wir sind demnach auf die vergleichend-morphologische Methode angewiesen und können nicht beurteilen, ob bloß *Perittocrinus* und *Porocrinus* den Übergang jener 2 Familien bildeten oder ob nicht vielmehr eine größere Anzahl uns noch unbekannter Gattungen die Brücke schlugen. Im Grunde genommen lässt sich die Frage, ob hier sprungartige oder kontinuierliche Evolution vorliegt, also überhaupt nicht sicher beantworten, sondern es kann nur festgestellt werden, welche Auffassung die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

2. Die großen Unterschiede zwischen den in Rede stehenden Formen lassen nun nach meiner Meinung nur die letztere Deutung zu, dass eine größere Anzahl von Zwischenformen zwischen Clado- und Peutacrinoideen ursprünglich existierten, von denen zur Zeit nur zwei bekannt sind, falls man überhaupt nicht vorzieht, die Pentacrinoideen als einen selbständigen Seitenzweig anzusehen, worauf ich nachher eingehe. Zunächst hebe ich die Unterschiede hervor in strenger Anlehnung an Jaekel's Schilderung.

a) *Perittocrinus* hat mit den Cladocrinoideen die vier Ba-

salia gemeinsam, unterscheidet sich von ihnen aber auffallend in folgenden Punkten: 1. die vielen Interkostalia sind bis auf 3 verschwunden; 2. die untersten Kostalia sind sehr klein geworden; 3. die Kostalia der zweiten Reihe haben sich beträchtlich vergrößert; 4. die Armglieder sind nicht mehr zweizeilig, sondern einzeilig. Und alle diese Veränderungen sollen mit einem Ruck, durch eine „fast gewaltsame“ Revolution der jugendlichen Teile hervorgerufen worden sein! Diese durch nichts bewiesene und allen Gesetzen der Physiologie widersprechende Auffassung hat nicht die geringste Wahrscheinlichkeit für sich, sondern es bleibt nur die eine Deutung übrig, dass auch diese Veränderungen allmählich vor sich gingen, in den einzelnen Etappen aber entweder sich nicht erhalten haben oder, was näher liegt, noch nicht gefunden worden sind.

b) Nicht ganz so groß, aber immerhin noch sehr auffallend ist der Unterschied zwischen *Perittocrinus* und *Porocrinus*. Der letztere zeigt im Vergleich mit ersterem: 1. 5 Basalia anstatt 4; 2. eine Reihe von Infrabasalia, die nach Jaekel's einleuchtender Erklärung aus den obersten Stielplatten hervorgegangen sind; 3. es fehlen die untersten Interkostalia und 4. die ersten Kostalia. Auch diese Differenzen sind so erheblich, dass nicht der geringste Anlass zur Annahme ihrer plötzlichen Entstehung durch „Umschüttelung“ vorliegt.

c) Zwischen *Porocrinus* und den *Pentacrinoidea* besteht kein erheblicher Gegensatz, sodass diese unbedenklich an einander gereiht werden können.

Es gibt nun aber noch eine andere Möglichkeit der Auffassung, die ich in meiner ersten Kritik schon angedeutet habe. Da die Unterschiede besonders groß zwischen den Cladocrinoideen und *Perittocrinus* sind, liegt die Vermutung nahe, dass es sich hier nicht um direkte genetische Beziehungen, sondern um parallele Seitenzweige aus derselben unbekannten Wurzel x handelt. Das graphische Bild würde dann so aussehen:

―――――――――――――――――――――――――――→ *Cladocrinoidea*

x ----→ *Perittocrinus* ——→ *Porocrinus* ——→ *Pentacrinoidea*

Von x wäre anzunehmen, dass es schon eine gewisse Aehnlichkeit mit *Perittocrinus* hatte, aber wie die Cystoideen und Blastoideen noch zweizeilige Arme besaß, die sich bis zu den Cladocrinoideen hin erhielten, während sie in der anderen Seitenlinie einzeilig wurden. Bei dieser Auffassung fällt die eine Hälfte der „Umschüttelung“ sofort weg, denn die Entwickelung von x bis zu den Cladocrinoideen wird man sich in der üb-

lichen Weise als eine allmähliche vorzustellen haben. Anstatt nun diesen Gedanken in ruhige und sachliche Erwägung zu ziehen und ihn eventuell zu widerlegen, kanzelt mich Jaekel mit den Worten ab: „Der Herr Referent, dem diese Tiere sehr fern liegen, sieht sich meine vier diesbezüglichen Figuren an, schüttelt das Haupt, stellt unbedenklich meine Resultate auf den Kopf, macht seinerseits *Perittocrinus* zur Stammform[1]) der *Cladocrinoidea* und erklärt meinen Beleg und damit den ganzen diesbezüglichen Gedankengang für wertlos. Damit hörte für mich eine sachliche Beurteilung der Plate'schen Kritik auf, und nicht die Mißstimmung über eine ungünstige Kritik an sich, sondern die ehrliche Entrüstung über eine derartige Behandlung wissenschaftlicher Belege anderer und im Gegensatz dazu die uneingeschränkte Bewertung eigener oberflächlichster Eindrücke war es, die mich wider meinen Willen hier in Harnisch brachte.“

Also weil ich mir eine kleine Versetzung im Stammbaum erlaubt habe, was bei phylogenetischen Diskussionen tagtäglich geschieht, und die *Cladocrinoidea* in einen Seitenzweig des *Perittocrinus* gerückt habe, deshalb macht mich Jaekel in dieser maßlosen Weise herunter. Ich überlasse die Beurteilung dieses Benehmens getrost den Fachgenossen, und glaube durch meine vorstehenden Ausführungen gezeigt zu haben, dass nicht „oberflächlichste Eindrücke“, sondern eingehende Ueberlegungen mich zu der Ueberzeugung geführt haben, dass es sich hier nicht um nahe genetische Beziehungen handelt. Jaekel ist uns den Beweis für seine Metakinese völlig schuldig geblieben, ja er hat sie nicht einmal wahrscheinlich gemacht. Wohin würde es führen, wenn man alle Fossilien, die ungefähr gleichzeitig auftreten und eine entfernte Aehnlichkeit miteinander haben, durch sprungartige „Umschüttelung“ auseinander entstehen ließe!

Nicht besser steht es um das zweite Beispiel, den Kelch- und Armbau der Heterocriniden. Ohne Zweifel ist dieser Abschnitt der interessanteste Teil der ganzen Abhandlung, und jeder Anhänger der Descendenzlehre wird mit Vergnügen daraus ersehen, welche Fülle verschiedenartiger Einrichtungen nacheinander entstanden sind, um eine möglichst ausgiebige Nahrungszufuhr zu bewirken. Hierin liegt zugleich ein glänzender Beweis der Unrichtigkeit der an früherer Stelle (p. 19) von Jaekel vertretenen Ansicht, dass „für jeden Fall auf gegebener Basis nur wenige Differenzierungswege möglich sind“. Da sehen wir in der Reihe *Pisocrinus* —

1) Dies hatte ich nicht behauptet, sondern nur gesagt, dass die *Cladocrinoidea* ein „Seitenzweig“ des *Perittocrinus* sein könnten, ein solcher braucht aber nicht direkt von *Perittocrinus* zu entspringen, sondern kann auch von dessen Nähe ausgehen. Ich gebe übrigens zu, dass ich in dem Bestreben, mich möglichst kurz zu fassen, mich nicht präzise genug ausgedrückt habe.

Calycanthocrinus — *Mycocrinus* — *Catillocrinus* die Zahl der Arme beständig zunehmen, bis schließlich mehr als 50 vorhanden sind, während *Metabolocrinus* die gegabelten Arme mit Seitenästen besetzt, *Calceocrinus* sie zu großen Fächern umbildet und *Cupressocrinus* Pinnulae erwirbt. Diese Veränderungen sind gewiss sehr interessant, aber weshalb sollen sie sprungartig und nicht allmählich entstanden sein? Jaekel liefert nicht den geringsten Beweis für seine Behauptung. Wenn *Calycanthocrinus* im Unterdevon 9 Arme besitzt und *Mycocrinus* im Mitteldevon ungefähr die doppelte Zahl und außerdem zahlreiche sekundäre Radialien, so stand doch genügend Zeit zur Verfügung, um allmählich diese Veränderungen hervorzurufen. Die Annahme, dass die jüngere Gattung durch eine gewaltsame Umschüttelung direkt aus der älteren hervorgegangen ist, wäre doch nur dann berechtigt, wenn wir in einer ungestörten und kontinuierlichen geologischen Schichtenfolge beide Formen nacheinander auftreten sehen würden, so dass es sicher wäre, dass keine Zwischenformen existiert haben können. Da dies nicht der Fall ist, dürfen wir uns getrost auf die sattsam bekannte Unzulänglichkeit der paläontologischen Ueberlieferung berufen und annehmen, dass die Zwischenformen noch nicht gefunden wurden, oder wir enthalten uns — was das Richtigste wäre — überhaupt jeden Urteils und bekennen offen und ehrlich, dass das Material nicht ausreicht, um zu erkennen, wie die Formen auseinander entstanden sind. Dazu ist der Paläontologe ja nur dann befähigt, wenn entweder wie bei *Planorbis multiformis* die Kontinuität der geologischen Schichten gewahrt geblieben ist — oder wenn eine solche Fülle von Zwischenformen, wie etwa im Pferdestammbaum, bekannt ist, dass jede Etappe der Umwandlung vorliegt. Im letzteren Fall ist sprungartige Evolution von vornherein ausgeschlossen und die höchst seltenen Fälle der ersteren Art sprechen sämtlich gegen eine solche Auffassung.

Jaekel's nächstes Beispiel betreffend die Entstehung der Blastoiden aus *Cystoblastus* vermag ich zur Zeit nicht nachzuprüfen und übergehe es deshalb. Das folgende Beispiel ist wieder sehr geeignet, um zu zeigen, wie voreilig und kritiklos Jaekel seine Schlüsse zieht. In der oberen Trias tritt die Seeigelgattung *Tiarechinus* auf, welche wie die paläozoischen Echiniden mehr als zwei interradiale Plattenreihen aufweist, aber in einer besonderen Art der Anordnung der Platten. Jaekel meint nun: „Eine derartige Form hat es nun unter den sogenannten Palechiniden niemals gegeben, es kann sich also hierbei nicht um eine einfache atavistische Epistase handeln, sondern es muss bei der Tendenz einer solchen eine Metakinese hinzugetreten sein.“ Es soll also aus einer Form mit zwei interradialen Plattenreihen plötzlich der *Tiarechinus* entstanden sein. Viel näher liegt doch die Annahme,

dass diese Gattung der letzte Ausläufer irgend einer Gruppe der Palechiniden darstellt, dass sie von dieser die höhere Reihenzahl der Interradialia erbte, diese letzteren jedoch in ihrer Anordnung eigenartig modifizierte. Dieser Anschauung ist auch Neumayr (Stämme des Tierreichs I, p. 366 ff.), welcher zunächst schildert, dass der ganze Interradius nur aus vier Tafeln besteht, von denen eine dem Munde zugekehrt ist, während die drei anderen sich in einer horizontalen Reihe an sie anschließen. Dann fährt er fort: „Es ist das eine innerhalb des ganzen Gebietes der bisher bekannten Seeigel durchaus einzig dastehende Erscheinung, so sonderbar und eigentümlich, dass man sich versucht fühlt, für ihren Träger eine eigene, zwischen Palaëchinoiden und Euechinoiden stehende Ordnung aufzustellen; immerhin aber wird *Tiarechinus* durch diesen Charakter mehr der ersteren Abteilung, den paläozoischen Typen genähert und von den jüngeren Formen mit ihren unabänderlich zweireihigen Zonen entfernt, während allerdings die übrigen Merkmale mehr an die jüngeren Vorkommnisse und namentlich an die später zu besprechenden Familien der Cidariden und der Diadematiden ausklingen.“ „Das Urteil über *Tiarechinus* muss dahin lauten, dass er uns in der Anordnung der Interambulacraltafeln einen altertümlichen Typus darstellt; die geringe Zahl der Interambulacralien und die Größe des Scheitelapparates lassen ihn als eine embryonale Hemmungsbildung erkennen, während die Anordnung der Tafeln im Apex uns zeigt, dass uns hier ein Stück stark gefälschter Entwickelungsgeschichte erzählt wird.“ *Tiarechinus* ist also der letzte und, wie seine Kleinheit beweist, degenerierte Rest einer alten Gruppe und vereint in sich primitive und cänogenetische Charaktere; dass diese Züge aber sprungartig durch „Umschüttelung“ entstanden sind, wird durch nichts wahrscheinlich gemacht. Eine Gattung so alter Herkunft hatte Zeit genug zur Verfügung, um sich allmählich eigenartig zu verändern.

Es folgen nun bei Jaekel noch einige Beispiele für Metakinese aus dem Gebiete der recenten Tierwelt, die aber so völlig nichtssagend sind, dass ich nicht verstehe, wie Jaekel glauben kann, die schwierigsten Probleme der vergleichenden Morphologie durch solche Phrasen zu fördern. So sagt er: „Da nun aber eine Abstammung der Wirbeltiere von Tunicaten völlig ausgeschlossen erscheint, letztere vielmehr in den wesentlichen Punkten nur rückgebildete Wirbeltiere sein können, so kann die Aberranz ihrer sonstigen Organisation nur durch eine tiefgreifende Metakinese entstanden sein. In geringerem Maße gilt das wohl auch von *Amphioxus*, der allein schon durch die seitliche Lage (sic.!) seiner Mundöffnung eine starke Abkehr vom Organisationstypus der Wirbeltiere bekundet.“ Das sind wertlose Behauptungen, die besser ungeschrieben geblieben wären, zumal sie offenbaren, dass ihr Autor

noch nicht einmal den Bau des *Amphioxus* gründlich kennt, sonst würde er wissen, dass das niedrigste Wirbeltier eine völlig symmetrisch gestellte und geformte Mundöffnung besitzt. Ebenso nichtssagend ist der Satz: „Viel auffälligere Umgestaltungen erfuhr aber der Crustaceenkörper bei den Lepadiden und Balaniden, wo offenbar epistatische, metakinetische und neu einsetzende orthogenetische Prozesse bei der Umformung zusammenwirkten.“ Dieses Spielen mit den Problemen findet eine weitere Illustration in den Sätzen: „Ich glaube, dass weitere hierauf gerichtete Forschungen den Nachweis erbringen werden, dass die Wirbeltiere, die in so vielen Erscheinungen an die Arthropoden erinnern, auch wirklich durch einen Uebergang vom Wasser zum Land aus diesen hervorgegangen sind. Den schwierigsten Punkt bildet dabei bekanntlich die Umkehrung des Körpers und die Verlängerung des Mundes. Vergegenwärtigt man sich aber die Anreicherung von Ganglien im Schlundring der Arthropoden, so wird durch diese eine Zuschnürung des Arthropodenmundes, der in Epi- und Hypophyse des Wirbeltierschädels (sic) seine unverkennbaren Spuren zurückließ, denkbar.“ In diesen Sätzen tritt eine erschreckende Unkenntnis zu Tage, denn erstens giebt es bei den Arthropoden keine „Anreicherung von Ganglien im Schlundring“, sondern dieser kann höchstens durch Verkürzung der Längskommissuren enger werden und zweitens sind Epi- und Hypophyse nicht Teile des Wirbeltierschädels, sondern des Gehirns. Wem so etwas passieren kann, sollte sich lieber von den schwierigsten Fragen der Zoologie fernhalten.

Jaekel hat gewiss Recht, wenn er in dem folgenden Abschnitt „Erklärung und Verbreitung der Metakinese“ die Erwartung ausspricht, dass seine Deutung der Erscheinungen „selbstverständlich auf schwere Bedenken stoßen“ werde. Um diesen entgegenzutreten und um verständlich zu machen, weshalb er die Metakinesen immer in die Jugendzeit verlegt, behauptet er, dass den Teilen des jugendlichen Organismus eine größere Bildungsplastizität zukommt als später und erinnert zum Beweise an die Regeneration und embryopathischen Experimente. Diese Versuche beweisen doch nur, dass der Embryo oder die Jugendform immer wieder in die altererbte Bahn gedrängt wird, stets zur elterlichen Form zurückstrebt, mag der Mensch ihm auch noch so viele Hindernisse in den Weg legen. Es folgt aus ihnen also gerade das Gegenteil als das, was Jaekel darthun möchte; sie beweisen eine hohe Plastizität, aber nicht in der Bildung neuer Anlagen, sondern in der Rückkehr zum elterlichen Typus; sie zeigen, dass im Laufe der Ontogenie das ererbte Ziel auf den verschiedensten Wegen erreicht werden kann. Es kommt ja zuweilen vor, dass diese Rückkehr nicht vollständig gelingt, sondern dass die Regeneration einen atavistischen Charakter annimmt, aber selbst dann verläuft sie in ererbten Bahnen. Ferner

ist Jaekel schlecht unterrichtet, wenn er glaubt, dass diese Fähigkeit auf die Jugendformen beschränkt sei; geschlechtsreife Planarien, Regenwürmer, Krebse, Schnecken und Tritonen regenerieren. ebensogut wie Larven, und erst im hohen Alter mit dem Erlöschen der Wachstumsfähigkeit dürfte eine Aenderung in dieser Beziehung eintreten, während bei Insekten das Regenerationsvermögen wohl mit der letzten Häutung sein Ende erreicht. Es ist also nicht richtig, wenn Jaekel schreibt: „diese Plastizität muss mit zunehmender geweblicher Differenzierung abnehmen und also in frühen Entwickelungsphasen einen größeren Spielraum eröffnen.“ Weismann hat überzeugend dargethan, dass die Regenerationen Anpassungen sind, also spezielle Erwerbungen, die unter nahen Verwandten von Art zu Art und innerhalb derselben Art von Organ zu Organ sehr erheblich schwanken, je nachdem die Art oder das betreffende Organ im Kampf ums Dasein sehr exponiert dasteht oder nicht. Mag man mit diesem Gesichtspunkt auch nicht überall durchkommen, das eine ist jedenfalls sicher, dass Regenerationen sehr häufig sind bei niederen Tieren, welche längst ihre fertige Gestalt angenommen haben und geschlechtsreif geworden sind, was ja oft genug eintritt vor Erreichung des Maximums der Körpergröße. Die Metakinese als eine gewaltsame Umschüttelung eines jugendlichen Organismus lässt sich also durch den Hinweis auf die Regenerationserscheinungen nicht stützen.

Ebenso unrichtig ist ein anderer Gedanke Jaekel's, dass Jugendstadien widerstandsfähiger sein sollen als die ausgebildeten Tiere. Nachdem er auf die klimatischen und geologischen Verschiebungen und den dadurch bedingten Wechsel der Existenzverhältnisse hingewiesen hat, fährt er fort: „Alle solche Umgestaltungen kann aber der fertige Organismus nicht leisten, der geht unrettbar zu Grunde, wenn er aus seinen Lebensbedingungen herausgerissen wird und seiner bisherigen Ernährungsmittel beraubt ist.“ Nun, was der fertige Organismus nicht leistet, leistet der jugendliche ganz gewiss nicht. Alle Larven sind in hohem Maße empfindlich und werden schon durch etwas Sauerstoffmangel, durch geringe Schwankungen in der Temperatur und dem Salzgehalt getötet. Jeder, der etwas Beobachtungen an Planktonmaterial angestellt hat, weiß dies aus eigener Erfahrung, und die Schwierigkeiten, mit denen die Embryologen zu kämpfen haben, beweisen diesen Satz hundertfältig. Mögen die Eier auch häufig durch eine feste Schale geschützt sein, die ausschlüpfenden Larven sind deshalb nicht weniger empfindlich.

Für äußerst gewagt halte ich es auch, wenn Jaekel mancherlei Besonderheiten der Cystoideen (schwache Entwickelung des Stieles, der Arme; den seitenständigen After und die Respirationsporen) aus einer „Verzögerung ihrer Larvenentwickelung“ glaubt erklären

zu können. Gewiss hängt die Ontogenie sehr wesentlich von der Temperatur ab, indem Wärme sie beschleunigt, Kälte sie verlangsamt. Die Differenzen sind zum Teil sogar sehr erheblich. Von mancherlei Notizen, welche ich mir aus der Litteratur zusammengestellt habe, erwähne ich hier nur nach den Angaben von Lillie und Knowlton[1]), dass die Ontogenie bis zum vollständigen Schwunde des Nahrungsdotters bei *Amblystoma tigrinum* dauert bei 4° C. 288 Std., bei 8° C. 210 Std., bei 9,5° C. 139,2 Std., bei 13° C. 96 Std., bei 14° C. 90 Std., bei 18° C. 60 Std., bei 22° C. 40 Std. *Rana virescens* braucht bei 4° C. 471 Std., bei 26° C. nur 21,5 Std., d. h. also eine $6\,^1/_2$fache Erhöhung der Temperatur bewirkt eine 23 mal schnellere Entwickelung. Trotz so erheblicher Schwankungen ist aber das Resultat immer dasselbe und das Tempo der Zellteilungen hat keinen Einfluss auf die Organisation des Embryos. Solcher Beobachtungen giebt es sehr viele. Es ist daher nicht richtig, wenn Jaekel mit Bezug auf „geringe Temperaturdifferenzen“ (p. 51) sagt (p. 52): „während solcher Störungen der Ontogenie wachsen oder ruhen aber die Teile nicht gleichmäßig. Diejenigen Organe, die unter normalen Verhältnissen früh zu bedeutender Leistung berufen waren, mussten von der Verzögerung stärker betroffen werden als andere, die sich allmählicher ausbilden sollten.“ Was jene Eigentümlichkeiten der Cystoideen hervorgerufen hat, wird sich vielleicht so bald noch nicht feststellen lassen. Sie aber schlankweg als eine Folge verzögerter Larvenentwickelung hinzustellen, wie Jaekel es thut, bekundet einen Mangel an Sachkenntnis und eine bedauerliche Kritiklosigkeit, denn von den Larven der fossilen Cystoideen wissen wir überhaupt nichts.

Dass Ontepistasen des öfteren als individuelle und häufig auch pathologische Aberrationen, also als Singularvariationen auftreten, ist sicher; über die Natur der Ursachen hingegen, welche sie bewirken, wissen wir so gut wie nichts. Warum bei einem menschlichen Embryo einmal plötzlich die zweite Kiemenspalte nicht verwächst, sondern als eine Cervikalfistel persistiert oder warum die beiden Sternalleisten zuweilen an einer Stelle nicht verwachsen und ein perforiertes Brustbein resultiert, wissen wir nicht. Es kann eine von außen kommende Störung sein, oder aber auch vielleicht ein Missverhältnis in der Struktur der Determinanten. Bringt man Larven in irgendwelche abnorme Lebensbedingungen, etwa durch Aenderung der prozentualen Salzmengen des Wassers oder der Temperatur, so wird dadurch nicht bloß ein Organ gehemmt oder im Wachstum beschleunigt, sondern solche Störungen

1) Lillie, Fr. and Knowlton, Effect of temperature on the development. Zoolog. Bulletin I, 1898, p. 179—93.

wirken immer auf das Wachstum aller Teile ungünstig, seltener günstig ein. Nur lokale Störungen (etwa Druck an einer Körperstelle) erzeugen partielle Veränderungen, solche kommen aber in der freien Natur im allgemeinen nicht vor. Jaekel denkt sich die Sache viel zu einfach, wenn er annimmt, eine Larve wird verschleppt, kommt in etwas andere Umgebung und die Folge ist eine „Umschüttelung“, eine gewaltsame innere Revolution mit dem Endresultat einer neuen Art.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass ich schon früher davor gewarnt habe, die phyletische Bedeutung der marinen Larven zu überschätzen (Anatomie und Phylogenie der Chitonen, Teil C., p. 540). Diese besteht in erster Linie darin, dass die Larven Verbreitungsmittel sind und dass die Arten durch sie in neue Existenzbedingungen gebracht werden, welche dann auf den fertigen Organismus modifizierend einwirken. Sie beruht aber nicht darauf, dass die Larve selbst infolge der äußeren Faktoren sich etwa verändert und dadurch die Art umgestaltet. Dies folgt aus zwei Thatsachen. Erstens besitzen die Larven als Regel noch keine Keimzellen, sind also gar nicht im stande, ihre Modifikationen zu vererben und dadurch auf die Phylogenie einzuwirken. Zweitens wissen wir, dass die phyletischen Veränderungen der Larven gar nicht immer die erwachsenen Individuen beeinflussen. Wie die sogenannten Larvenorgane, d. h. die selbständigen cänogenetischen Neuerwerbungen, beweisen, ist die Evolution der Larven bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der der adulten Form. Dahin gehört auch, dass es dimorphe Raupen giebt, welche trotzdem nur eine Schmetterlingsform liefern. Es kann also das Jugendstadium variieren, ohne dass das Bild des geschlechtsreifen Tieres dadurch verändert wird.

Aus allem folgt, dass Jaekel's theoretische Ausführungen über „Metakinese“ äußerst angreifbar sind. Ich halte sie für völlig wertlos[1]), denn es ist ihm weder geglückt, das Vorkommen solcher tiefgreifender sprungartiger Umschüttelungen von Jugendformen irgendwie wahrscheinlich zu machen, geschweige zu beweisen, noch ihre Möglichkeit auf Grund allgemeiner Erwägungen und Thatsachen zu erhärten. Es gilt nach wie vor für die Evolution der Arten der Satz: natura non facit saltus.

VI.

Jaekel lässt einen Abschnitt „Allgemeine Ergebnisse“ folgen, auf den ich aber nur ganz kurz einzugehen brauche, da er im

---

1) Dieses harte Urteil bezieht sich natürlich nicht auf die thatsächlichen Beobachtungen, selbst nicht einmal auf die Stammbäume, welche ich ja mit einer geringfügigen Modifikation völlig anerkenne, sondern nur auf die theoretischen Erörterungen.

wesentlichen bloß eine Zusammenfassung der schon kritisierten Gedanken bringt. Seiner Vorliebe für Fremdworte folgend, stellt er einige neue Termini technici auf, die aber begrifflich nichts Neues bringen und so überflüssig sind, dass man sie nur als „Nomenklaturballast" bezeichnen kann.

1. Er unterscheidet zunächst „energetische" und „katergetische" Arbeitsleistungen. „Eine an Energie zunehmende Funktionsbethätigung nenne ich energetisch, eine an Energie abnehmende katergetisch. Erstere führen durch Funktionssteigerung zu einem stärkeren Stoffumsatz, dadurch zu der Möglichkeit einer rationelleren Verteilung und Anlage des zugeführten Ersatzmaterials und somit zu einer materiellen Verbesserung der Organe. Katergie dagegen bedingt schwächeren Stoffumsatz, dadurch eine geringere Heranziehung von Ersatzmaterial und somit allmählich bei abnehmender Leistungskraft eine schwächere Ausbildung der Organe und ihrer Teile." Diese Sätze sagen uns nichts Neues, sondern umschreiben nur die uralte Erfahrung, dass Gebrauch stärkt und Nichtgebrauch schwächt. Wozu also jene überflüssigen Fremdworte, die hochtönend klingen und hinter denen nichts steckt. Je einfacher und leichter verständlich die Sprache der Wissenschaft ist, desto besser ist sie doch, und alles eitele Wortgeklingel ist daher zu vermeiden. Woran will Jaekel denn erkennen, ob im gegebenen Fall die Funktionierung zunimmt oder nachlässt! Jedes Organ nimmt in der zweiten Hälfte des individuellen Lebens an Leistungsfähigkeit allmählich ab, wäre also katergetisch, während es in der ersten häufig energetisch ist. Wo ist nun die Grenze zu ziehen? Braucht man die Worte im phylogenetischen Sinne bei der Vergleichung von Arten, so ist es klarer man sagt, dies Organ hat im Laufe der Zeit an Größe oder Komplikation zugenommen, jenes hat abgenommen, als die gar nicht messbaren Funktionsleistungen zu vergleichen.

2. Die energetischen Erscheinungen sollen nun entweder ein oder mehrere Organe gleichmäßig stärken oder in einer homologen Reihe nur ein oder einige Glieder vergrößern, die übrigen verkleinern. Für jenes schlägt Jaekel den Ausdruck „funktionelle Spezialisierung", für dieses „funktionelle Differenzierung" vor. Auch diese Nomenklatur für allbekannte Thatsachen ist zu tadeln, denn zur Zeit braucht man diese Ausdrücke ungefähr als gleichsinnig, nur dass bei „Spezialisierung" an das physiologische, bei „Differenzierung" an das morphologische Moment gedacht wird. Jede Spezialisierung, d. h. jeder in einer bestimmten Weise stattfindende Gebrauch eines Organes differenziert, verändert dasselbe ebenfalls nach bestimmter Richtung. Jetzt dagegen sollen jene Ausdrücke auf einmal zu Gegensätzen gestempelt werden.

3. Nach dem physiologischen Resultat möchte Jaekel

zweierlei Aenderungsformen unterscheiden. „Einerseits solche, bei denen der Mechanismus, d. h. das Zusammenwirken der Teile eine Abänderung erfahren hat und die ich danach als mechanische Umformungen bezeichnen möchte, und andererseits solche, die den Mechanismus des Körpers oder seiner Organe nicht wesentlich berühren, sondern nur in physiologisch nebensächlichen Punkten zum Ausdruck kommen. Für diese schlage ich die Bezeichnung accidentielle Veränderungen vor.“ Auch diese Nomenklatur kann nur dazu dienen, Unklarheit statt Klarheit zu schaffen. Selbstverständlich giebt es bedeutungsvolle und nebensächliche Veränderungen, aber Fremdworte sind zur Bezeichnung dieser Begriffe überflüssig. Will man aber solche trotzdem schaffen, so darf man nicht das Wort „mechanisch“ dazu brauchen, denn unter einer „mechanischen Umformung“ versteht jeder Naturforscher eine solche durch mechanische Kräfte (Druck, Zug. u. dergl.), ganz gleichgültig, ob physiologisch wichtige oder unwichtige Verhältnisse dadurch berührt werden. Wenn eine Reptilienschuppe durch das Kriechen am Boden in ihrer Skulptur etwas verändert wird, so ist das eine „mechanische Umformung“ im Gegensatz zu Umgestaltungen durch chemische Einflüsse oder durch Temperatur, Licht resp. andere physikalische Faktoren. Dies erscheint mir so selbstverständlich, dass ich nicht begreife, wie Jaekel solche Gegensätze hat aufstellen können, zumal doch auch sehr bedeutungsvolle Aenderungen eintreten können, z. B. beim Erwerb einer Schutzfärbung, ohne dass „das Zusammenwirken der Teile“ ein anderes wird.

4. Endlich verdanken wir Jaekel noch zwei weitere Kunstausdrücke. „Nach dem morphologischen Gesamteffekt kann man Umbildungen unterscheiden, bei denen der Gesamtorganismus physiologisch steigt und solche, bei denen er von seiner physiologischen Gesamthöhe heruntersinkt. Erstere möchte ich als anagenetische, letztere als katagenetische Umbildungen bezeichnen. Erstere stellen den normalen Entwickelungsprozess, letztere Degenerationserscheinungen dar.“ Zu den letzteren rechnet Jaekel auch den Parasitismus im weitesten Sinne. Diese Bezeichnungen sind vollends überflüssig, denn erstens besagen sie dasselbe, wie die unter 1. kritisierten Ausdrücke energetisch und katergetisch. Es ist absolut kein Unterschied, ob ich sage, die Funktionsbethätigung nimmt an Energie zu (= energetisch) oder: der Gesamtorganismus steigt physiologisch (= anagenetisch). Desgleichen läuft es auf dasselbe hinaus, ob ich schreibe, „Katergie bedingt eine schwächere Ausbildung der Organe“ oder: bei katagenetischen Umbildungen sinkt die physiologische Leistungsfähigkeit. Wozu also zweimal dasselbe sagen und für allbekannte Erscheinungen vier neue Termini schaffen, die nur dazu dienen können, die Lesbarkeit wissenschaftlicher Abhandlungen zu erschweren!

Zweitens giebt es zahllose Umbildungen, bei denen man weder von einem Steigen, noch von einem Sinken der physiologischen Gesamthöhe reden kann und trotzdem ist der „morphologische Gesamteffekt“ sehr deutlich. Wenn ein Insektivor zuerst Laufbeine besitzt, dann aber durch Aenderung der Lebensweise sie in Grabbeine verwandelt, etwa wie beim Maulwurf, wer will dann behaupten, dass damit die Summe der physiologischen Leistungen sich geändert hätte. Die Qualität ist eine andere geworden, die Quantität entzieht sich vollständig der Beurteilung. Dasselbe gilt für viele Parasiten, bei denen die Leistungen der Sinnes- und Bewegungsorgane zurückgehen, während die der Geschlechtsorgane außerordentlich gesteigert werden.

War nun das Urteil in meiner ersten Kritik, dass diese acht neuen Termini „unhaltbare Begriffe und nutzlose Fremdworte“ seien, unberechtigt? Ich glaube, kürzer und richtiger konnten sie wohl nicht charakterisiert werden. Und was erwidert Jaekel hierauf? Weil ich die Cladocrinoiden im Stammbaum etwas versetzt habe, deshalb spricht er mir einfach das Recht der terminologischen Kritik ab und fährt fort: „Plate scheint eben jede Thatsache für falsch gedeutet oder unwichtig zu halten, die nicht unentwegt im Sinne der exklusiven Selektionstheorie verwertet ist.“ Was in aller Welt hat denn hier die Selektionstheorie zu suchen!

VII. Zusammenfassung.

Nicht jeder Forscher hat Zeit und Lust, eine kritische Studie durchzulesen, zumal wenn sie, wie es im vorliegenden Falle unbedingt nötig war, sehr viel Polemik enthält. Ich fasse deshalb die wichtigsten Ergebnisse dieser Abhandlung in folgende Sätze zusammen.

1. Jaekel stellt den Satz auf, dass die Artbildung für die Phylogenie fast ausnahmslos nebensächlich ist, indem die spezifischen Merkmale vorübergehende Ablenkungen vom Stammbaum darstellen, und dass der phyletische Fortschritt, die Evolution, nur durch Umbildung von Charakteren höherer systematischer Gruppen (Genera, Familien etc.) zu stande kommt. Für diesen Satz erbringt er aber keine Beweise, und allgemeine Erwägungen (namentlich die, dass zwischen spezifischen und generischen Merkmalen kein durchgreifender Unterschied existiert) erweisen ihn als unhaltbar.

2. Der Begriff der Orthogenese ist im Eimer'schen Sinne festzuhalten, als eine bestimmt gerichtete Evolution ohne Mitwirkung der natürlichen Zuchtwahl. Man kann dies auch mit den Worten ausdrücken: eine bestimmt gerichtete Evolution einer Art, an der alle Individuen (mit Ausnahme der katastrophal eliminierten) mehr oder weniger Anteil haben. Der Gegensatz zur Orthogenese ist die Orthoselektion, bei der

immer nur die günstig variierenden Individuen, also nur ein geringer Bruchteil, durch die natürliche Auslese den phyletischen Fortschritt nach einer oder nach einigen wenigen Richtungen bedingen. Aus obiger Begriffsbestimmung folgt, dass auch die Gebrauchswirkungen, wenn sie anhaltend in derselben Weise sich abspielen, zur Orthogenese zu rechnen sind, eine Folgerung, welche Eimer nicht gezogen hat.

3. Die von Jaekel vorgeschlagenen Aenderungen an dem Eimer'schen Begriff der Orthogenese sind nur scheinbare Erweiterungen, denn sie besagen dasselbe, was Eimer behauptet hat.

4. Der Nägeli'sche Vervollkommnungstrieb lässt sich unmöglich mit dem Begriff der Orthogenese vereinigen, und wenn Jaekel dieses thut, so geschieht es, weil er Nägeli's Anschauungen nicht kennt und unter „Vervollkommnungsprinzip“ nur die allgemeine Thatsache der Zunahme der Organisationshöhe im Laufe der Erdgeschichte versteht, während bei Nägeli dieser Ausdruck viel mehr bedeutet.

5. Diese Irrtümer und Missverständnisse erklären sich daraus, dass Jaekel die Hauptwerke von Eimer und Nägeli nur flüchtig gelesen hat und sich über Fragen äußert, über die er ungenügend orientiert ist.

6. Jaekel's Beispiele für orthogenetische Entwickelung sind fast sämtlich unzutreffend, da bei ihnen eine Mitwirkung der Selektion teils nicht ausgeschlossen erscheint, teils sogar direkt angenommen werden muss.

7. Jaekel's extrem Lamarck'scher Standpunkt, welcher in dem „Fundamentalsatz“ gipfelt, dass die Form stets der Ausdruck ihrer Funktion ist, versagt unendlich oft, da es Tausende von Bildungen giebt, welche erst funktionieren, nachdem sie entstanden sind. Der Lamarckismus allein genügt also nicht, sondern es muss auch dem Selektionsprinzip eine weitgehende Bedeutung für die Entstehung organischer Eigenschaften eingeräumt werden.

8. Jaekel's Behauptung, „dass für jeden Fall auf gegebener Basis nur wenige Differenzierungswege möglich sind“, ist unrichtig.

9. Der Begriff der Epistase (Stillstand während der Umbildung) stammt von Eimer, nicht von Jaekel, wie dieser behauptet. Er ist an sich wertlos, wird aber bedeutungsvoll, wenn gezeigt werden kann, wo dieser Stillstand eingetreten ist, ob während der Phylogenie (= Genepistase, Eimer) oder während der Ontogenie (= Hemmungsbildung, Ontepistase).

10. Der Atavismus (Rückschlag auf einen von den Vorfahren ererbten Zustand) ist in der Regel mehr als eine einfache Hemmungsbildung (Emery).

11. Der Ausdruck Neotenie (Kollmann) muss beschränkt bleiben auf solche Ontepistasen, bei denen der jugendliche (larvale)

Habitus ungewöhnlich lange persistiert. Die Neotenie kann mit (Axolotl) oder ohne Geschlechtsreife verbunden sein. Der Ausdruck sollte nicht, wie Boas gethan hat, identifiziert werden mit Hemmungsbildung.

12. Jaekel's Beispiele für Hemmungsbildungen sind nicht beweisend, denn in den meisten Fällen scheint einfach Genepistase vorzuliegen. Aus seinen Ausführungen geht keineswegs hervor, dass die Ontepistasen für die Evolution von hervorragender Bedeutung sind.

13. Der Jaekel'sche Terminus „Metakinese" ist zu verwerfen, weil dieser Ausdruck schon seit Jahren für ein Stadium der indirekten Kernteilung in Gebrauch ist. Außerdem liegt ihm kein neuer Gedanke zu Grunde, sondern er versteht unter „Umschüttelung" einfach eine sprungartige Evolution (Heterogene Zeugung von Kölliker, diskontinuierliche Variation von Bateson, Halmatogenesis von Eimer, Heterogenesis von Korschinsky).

14. Jaekel's Beispiele für Metakinese betreffen Arten, die morphologisch so weit voneinander stehen, dass nicht die geringste Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass sie direkt durch eine plötzliche und fast gewaltsame Umschüttelung auseinander hervorgegangen sind. Viel näher liegt die Annahme, dass die Zwischenformen sich nicht fossil erhielten oder noch nicht gefunden worden sind.

15. Jaekel's Bemühungen, die Möglichkeit einer tiefgreifenden plötzlichen Umgestaltung jugendlicher Organismen aus allgemeinen Erwägungen darzuthun, sind gescheitert. Sie lässt sich weder aus den Regenerationserscheinungen folgern, noch ist es richtig, dass Jugendformen widerstandsfähiger sind als fertige Organismen, noch bewirken abnorme Temperaturen eine Hemmung oder Beschleunigung bloß einer Organanlage. Man kann daher nicht mancherlei anatomische Besonderheiten der Cystoideen aus einer „Verzögerung" ihrer Larvenentwickelung ableiten.

16. Die phyletische Bedeutung mariner Larven beruht in erster Linie darauf, dass sie Verbreitungsmittel sind. Wenn die Larven selbst durch veränderte Existenzbedingungen sich etwas umgestalten, so folgt hieraus noch nicht eine Veränderung des ausgebildeten Tieres.

17. Jaekel's Unterscheidung von energetischen und katergetischen Funktionen, von funktioneller Spezialisierung und funktioneller Differenzierung, von mechanischen Umformungen im Gegensatz zu accidentiellen Veränderungen, und von anagenetischen resp. katagenetischen Umbildungen sind wertlos. Diese Termini bezeichnen keine neuen Begriffe oder Thatsachen.

Das Gesamturteil über die Jaekel'sche Arbeit kann natürlich nur sehr ungünstig lauten. Ihre Hauptfehler bestehen in der Fülle verfehlter oder ganz ungenügend bewiesener Behauptungen, in dem ungewöhnlichen Maß von Unkenntnis der einschlägigen Litteratur, selbst der von ihm citierten Werke, in der Oberflächlichkeit, die sich darin dokumentiert, dass er schwierige Probleme mit ein Paar nichtssagenden Sätze abthut und darin, dass er durch Aufstellung nutzloser hochtönender Fremdworte unsere Erkenntnis zu fördern glaubt. Von bleibendem Wert sind hingegen die direkten Beobachtungen an dem fossilen Material, namentlich an Pelmatozoen. Auch die hieraus abgeleiteten Stammbäume scheinen im wesentlichen einwandsfrei zu sein, soweit man hierüber sich bloß an der Hand seiner Angaben ein Urteil erlauben darf. Die theoretischen Erörterungen hingegen, die er hieran anknüpft, um uns eine Vorstellung von den Wegen phylogenetischer Entwickelung, von dem Wie der Entstehung der Arten zu verschaffen, erscheinen mir fast ausnahmslos verfehlt. Ich schreibe diese Sätze selbstverständlich nicht in einem Gefühl persönlicher Animosität, sondern um Jaekel im Interesse der Wissenschaft zu ermahnen, bei der nächsten Gelegenheit mit mehr Kritik und Vorsicht an die Beurteilung theoretischer Fragen heranzutreten. [72]

Lohmannia catenata nov. gen. nov. spec.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Dr. E. Neresheimer,
Assistent am zoologischen Institut zu München.

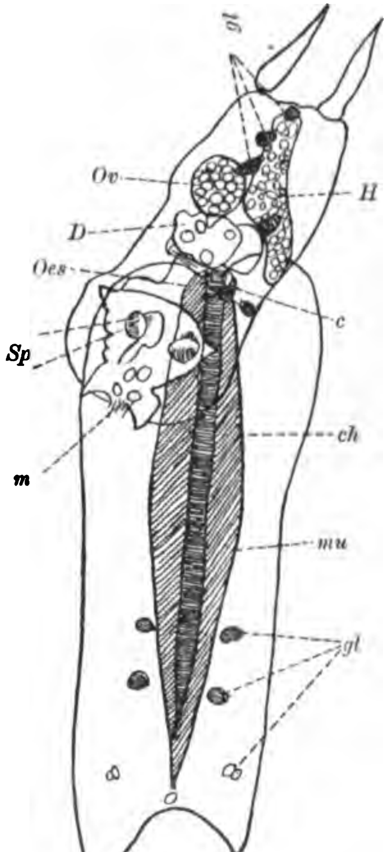
Im Laufe des Winters 1902/03 fand ich bei meinem Aufenthalte am russischen zoologischen Laboratorium zu Villafranca in vielen Exemplaren von *Fritillaria pellucida* Busch und *Fr. haplostoma* Fol. einen merkwürdigen Parasiten, den schon Lohmann in seinen „Appendicularien der Planktonexpedition" kurz erwähnt, aber nicht näher beschreibt. Ich gab dem Tiere daher den obigen Gattungsnamen. Lohmann hielt den Parasiten offenbar für eine Suctorienart.

In Wahrheit handelt es sich um ein typisches Mesozoon. Das Tier, wie man es meistens zu Gesicht bekommt, besteht aus einem mit verästelten Pseudopodien ausgestatteten Vorderstück, an das sich eine Kette von pseudopodienlosen Segmenten anschließt. Das Ganze hat etwa das Aussehen eines gegliederten Wurmes (Fig. 2). Es liegt in der Keimhöhle der *Fritillaria*[1]) und hat in älteren Stadien fast immer die Geschlechtsdrüsen des Wirtes ganz zum Schwinden gebracht. An der Stelle der Keimdrüsen gelagert, ist es mit dem Vorderende gegen den Darmknäuel der *Fritillaria* ge-

1) Zum Vergleich habe ich in Fig. 1 eine normale, nicht infizierte *Fritillaria pellucida* abgebildet.

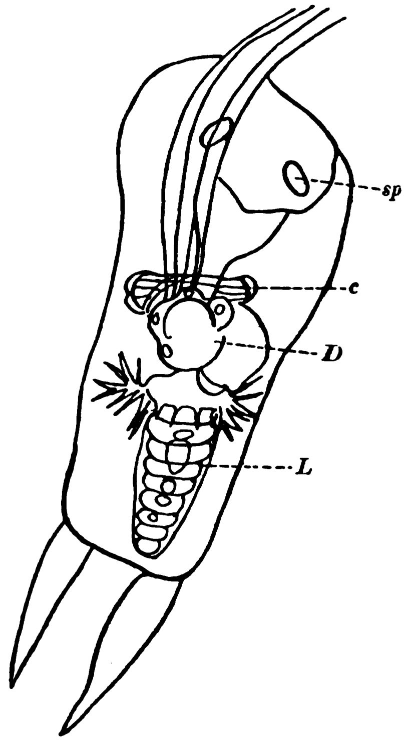
wendet, den es mit seinen Pseudopodien umgreift und umspinnt, und aus dem es offenbar auf diesem Wege seine Nahrung bezieht. Auch die umliegenden Hautdrüsen des Wirtes werden öfters von

Fig. 1.



Fritillaria pellucida Busch.
Vergr.: Leitz, Obj. 1, Ocul. 4 (nach dem Leben).
m = Mund; *sp* = Spiraculum; *Oes* = Oesophagus; *c* = Herz; *D* = Darmknäuel; *Ov* = Ovar; *H* = Hoden; *gl* = Hautdrüse; *ch* = Chorda; *mu* = Schwanzmuskulatur.

Fig. 2.



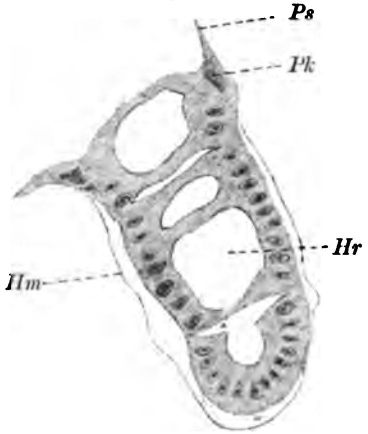
Lohmannia catenata mihi in *Fritillaria pellucida* Busch (nach dem Leben).
Vergr.: Leitz, Obj. 3, Oc. 1.
sp = Spiraculum;
c = Herz;
D = Darmknäuel der *Fritillaria*;
L = *Lohmannia catenata*, ziemlich erwachsenes Tier.

den Pseudopodien umsponnen. Solange noch Reste der Keimdrüsen vorhanden sind, behandelt die *Lohmannia* diese zunächst meist ebenso, um sich erst nach deren Verschwinden dem Darmknäuel zuzuwenden. Der segmentierte Körper des Tieres zeigt im

Inneren einen Hohlraum, der mit fortschreitender Abschnürung der Segmente mitgeteilt wird, so dass schließlich jedes Segment seinen eigenen Hohlraum besitzt.

Auf Quer- und Längsschnitten zeigt sich der Körper scheinbar aus einer einzigen Zellschicht gebildet. Die Zellgrenzen sind zwar schwer, und nur an frischem Material zu erkennen, jedoch zeigt die Lagerung der Kerne, wie bei *Amoebophrya Sticholonchae* Köppen, deutlich die Einschichtigkeit des bisher beschriebenen Gebildes. Am Vorderende des Tieres, in der Gegend der Pseudopodien, zeigen sich die Kerne größer, anders gebaut, und stärker färbbar als die des übrigen Leibes. Von diesen modifizierten Kernen scheint jeder einem Pseudopodium anzugehören. Sie liegen mehr

Fig. 3.



Lohmannia catenata, medianer Längsschnitt; Hämatoxylin. Vergr.: Leitz, Obj. 5, Oc. 1.
Ps = Pseudopodium; ***Pk*** = Pseudopodienkern; ***Hr*** = Innerer Hohlraum eines Segmentes; ***Hm*** = Hüllmembran.

peripher als die Uebrigen, gleichsam herausgequollen, wie der Schaum aus einem übervollen Glase, und umgreifen so den inneren, segmentierten Teil eine ganz kurze Strecke weit. So gewinnt dieser vorderste Abschnitt ein zweischichtiges Aussehen; jedoch zeigen die Querschnitte, dass dafür der inneren Schicht hier die Kerne fehlen.

Von diesem gleichsam übergequollenen Material nun geht nach hinten die rudimentär gewordene äußere Zellschicht in Form einer den ganzen Körper umgreifenden Membran ab; dieselbe ist völlig kernlos, so dass eine Stelle, wo die Zweischichtigkeit auch durch zwei Lagen von Kernen ausgedrückt wäre, am ganzen Tiere nicht nachzuweisen ist. Am Hinterende zeigt diese Membran eine Reihe von kurzen, starren, kernlosen, pseudopodienähnlichen Fortsätzen.

Es gelang mir, den Teil der Entwickelung unserer *Lohmannia*, der sich innerhalb der Keimhöhle des Wirtes abspielt, in einer ziemlich lückenlosen Serie zu verfolgen. Hier sei zunächst die auffallende Thatsache festgestellt, dass das jüngste Stadium, das ich mit Sicherheit nachweisen konnte, wirklich vollkommen zweischichtig ist.

Es zeigt ziemlich genau die Form einer typischen Gastrula. Wie diese ist es aus zwei ineinandergestülpten Zellschichten zusammengesetzt und besitzt einen inneren Hohlraum; nur ist die Stelle, wo bei der Gastrula der Urmund zu suchen wäre, verschlossen, und bleibt es auch während der ganzen weiteren Entwickelung, wie der Längsschnitt (Fig. 3) zeigt. Schon an diesem Stadium lassen sich die Pseudopodien am Vorderende, die schon zur Nahrungsaufnahme dienen, sowie die kurzen Fortsätze am Hinterende nachweisen. Das nun folgende aktive Wachstum beschränkt sich nur auf die innere Zellschicht. Diese wächst am Hinterende immer länger aus und treibt dabei die äußere Schicht vor sich her, wobei die letztere immer mehr zu einer dünnen Membran ausgespannt wird. Die Kerne der äußeren Schicht bleiben ganz am Vorderende liegen, verändern sich, so dass sie das erwähnte, ganz andere Aussehen gewinnen, wie die der Innenschicht, und bilden die zu den Pseudopodien gehörigen äußeren Kerne, während die umgebende äußere Membran in ihrer ganzen Länge kernlos bleibt.

Der innere Körper beginnt nun sich in Segmente zu teilen. Die Segmentierung ergreift allmählich auch den inneren Hohlraum, es werden zwischen den einzelnen Segmenten Scheidewände gebildet, und schließlich schnüren sich diese Segmente als einfache, völlig einer Blastula ähnliche Hohlkugeln ab, durchbrechen die äußere Hülle am Hinterende und werden zwischen den Hörnern der *Fritillaria* ins Meer hinausgestoßen.

Was nun weiter mit ihnen geschieht, konnte ich nicht feststellen. Vielleicht gelangen diese Gebilde direkt wieder in die Keimhöhle eines neuen Wirtstieres. Das Vorderende der *Lohmannia* bleibt an seinem Platze liegen und beginnt sofort wieder neue Segmente zu bilden.

Alles Weitere, die genaueren Kernverhältnisse, die Beziehungen des Parasiten zum Wirte, einige anormale Erscheinungen an unserem Tiere, sowie meine Ansichten über seine systematische Stellung, werde ich in einer demnächst zu vollendenden größeren Arbeit mitteilen. [79]

München, Juli 1903.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. November 1903. № 23.

A. Günthart. Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung Saxifraga.

Heft 58 der Bibliotheca Botanica, Stuttgart 1902.

Die Abhandlung enthält auf 94 Folioseiten blütenbiologische Beschreibungen von 51 Arten aus der Familie der Cruciferen, von 30 Species der Gattungen *Sedum* und *Sempervivum* und 58 *Saxifraga*-Arten. Von diesen 139 Arten sind 33, meist allerdings von anderen Gesichtspunkten aus, schon früher untersucht worden; während über 97 Arten noch gar keine und über die übrigen 9 nur vereinzelte Angaben vorliegen. Es sind dem Text 11 Tafeln mit 320 einzelnen Figuren beigegeben. Die beschriebenen Beobachtungen und Experimente wurden an einheimischem und fremdem, an kultiviertem und freiwachsendem Material ausgeführt. Die gemeinsamen Erscheinungen werden unter eingehender Verwendung der Litteratur in einigen „Uebersichten" zusammengefasst und theoretisch verwertet. — Wir müssen uns hier unter Weglassung aller Einzelheiten darauf beschränken, die Grundzüge der wichtigeren Resultate der Arbeit darzulegen.

I. Cruciferen.

Die für die Blütenbiologie in Betracht fallenden Merkmale der Kreuzblütler variieren innerhalb einer Gattung, ja oft sogar bei derselben Art sehr stark. Am konstantesten bleibt die Zahl und Lage der Honigdrüsen. Zwischen diesen und den übrigen biologischen Merkmalen der Blüten, deren wichtigste unten

genannt sind, besteht scharf ausgesprochene Korrelation, so dass die in der Abhandlung besprochenen Kreuzblütler in aufsteigende, natürlich mit den phylogenetisch-systematischen Gruppen nicht zusammenfallende, Reihen angeordnet werden können, wie im folgenden angedeutet werden soll.

Die einfachste Form der Honigdrüsen der Cruciferen ist ein die Wurzeln sämtlicher Filamente außen umgebender Ring. Diesen finden wir noch bei einer der untersuchten Arten, nämlich *Draba aizoon* Wahlb. Bei *D. aizoides* L., *Majellensis* Kern., *altaica* Bge. und *olymbica* Sibth. sondert sich dieser Ring immer mehr in 4 getrennte Nektarien. Gleichzeitig wird die Kronröhre immer tiefer, das Perianth durch Verstellen der Kronblätter zu 2 Gruppen von je 2 und später durch asymmetrische Ausbildung des einzelnen Kronblattes immer mehr zygomorph, und die längeren Staubblätter fangen an, sich aus ihrer ursprünglichen, gegen die Narbe hingerichteten Stellung in der Richtung nach den kürzeren Staubfäden hin abzudrehen. Bei *Draba Dedeana* Boiss. und *lasiocarpa* Rechb., ebenso auch bei *D. repens* Bieb. und *hirta* L. wird die Kronröhre durch Ausbildung längerer Kronblattnägel noch mehr verengert und (wie auch bei anderen Gattungen, z. B. *Cardamine*) durch Filamentfortsätze und Umlegung der Kronblattränder in einzelne Röhren mit separaten Eingängen geschieden. Innerhalb der Gattung *Arabis* geht die Differenzierung im Bau der Honigdrüsen noch weiter. Bei *A. coerulea* Haenke, *hirsuta* Scop., *procurreus* W. et K. und *alpestris* Schleich. findet sich zwar noch der typische Nektarring, doch entsendet derselbe bei den drei letztgenannten Arten bereits Fortsätze an die Innenseiten der kleineren Filamente. Daneben fangen hier häutige Leisten an den Staubfäden an aufzutreten. Solche Leisten kommen in noch viel stärkerer, oft auch spiraliger Ausbildung bei Arten der Gattungen *Alyssum* und besonders bei *Aubrietia* vor, bei Arten, die auch bezüglich des Baues der Nektarien und überhaupt in der ganzen blütenbiologischen Organisation hoch stehen. Verfasser stellt verschiedene Formen solcher Leisten durch Figuren dar und versucht die Entstehung dieser Gebilde auf direkte Reizwirkung zurückzuführen, indem er sich auf seine Versuche und Beobachtungen, auf theoretische Erwägungen und auf die Litteratur stützt. — Die längeren Staubfäden, die sich bei den drei zuletzt genannten Arten schon ziemlich stark von der Narbe abdrehen, bewegen sich bei *Arabis bellidifolia* Jacq., *alpina* L., *albida* Stev., wo die Kronröhre noch tiefer ist, bis ganz gegen die kleineren Staubgefäße hin, weil sich hier in der Umgebung der letzteren die größte Ansammlung von Nektardrüsengewebe findet und darum die Insekten, die jetzt nicht mehr in der Mitte der Blüte, sondern zu beiden Seiten derselben, je zwischen zwei langen und einem kürzeren Staubblatt

den Zugang zum Honig aufsuchen, auf diese Art am ehesten mit Pollen bestreut werden. Bei *A. Belliardieri D. C. f. rosea* erreicht die Abdrehung der längeren Staubgefäße aus ihrer ursprünglichen Lage volle 180° (bei anderen Arten, z. B. *Cardamine pratensis* L. noch mehr), weil sie hier noch einem neuen Zweck, nämlich dem der Selbstbestäubung am Ende der Anthese, dienen muss.

Wir können den weiteren Gang der korrelativen Steigerung des Baues der Nektarien und der übrigen biologischen Merkmale der Blüten bei den Gattungen *Lunaria*, *Dentaria*, *Aubrietia*, *Erysimum*, *Descurainia* und bei den untersuchten Arten von *Tlaspi*, *Kernera*, *Roripa* in diesem Referat nicht vorführen. — Der Sinn der aufsteigenden Reihen der behandelten Cruciferen ist nicht immer derselbe, d. h. es kann nicht, wie man nach diesen Andeutungen vielleicht glauben möchte, eine einzige Reihe, sondern es müssen von einem gemeinsamen Mittelpunkt aus mehrere solcher Reihen aufgestellt werden, da die höchsten biologischen Merkmale oft demselben Zweck dienen und darum manchmal nicht alle auf der Blüte einer einzigen Art vorkommen. In den obersten Endigungen jener Reihen stellen sich immer die höchsten, am stärksten vom Typus der Kreuzblüte abweichenden Merkmale ein, nämlich jene Filamentleisten und Kronblattfortsätze, die enge Kronröhre, bewirkt durch die langen Nägel der jetzt oft sehr stark asymmetrischen Petalen, die zygomorphe Krone, ein ebenfalls nicht mehr quadratischer Blüteneingang, sehr starke Staubblattabdrehungen und zuletzt sogar eine Abänderung des sonst so konstanten Cruciferen-Gelbs in buntere Farben. Dann ist die ursprünglich offene Kreuzblüte zur Bienen- oder sogar zur Falterblume geworden, was durch Aufnahme guter Besucherlisten am natürlichen Standort bestätigt werden kann. — Die auf den ersten Blick so einförmig erscheinenden Blüteneinrichtungen der Cruciferen erweisen sich also als äußerst mannigfaltig und belehrend.

Die meisten Blüten, besonders die biologisch noch tiefer stehenden, d. h. noch nicht an einen speziellen Besucherkreis angepassten („allotropen") Blüten zeigen das Bestreben, am Anfang der Auslese Kreuzung herbeizuführen, gegen den Schluss der Auslese aber, falls dann noch keine Befruchtung erfolgt ist, mit allen Mitteln die Autogamie zu fördern. Die Einzelbeschreibungen der Abhandlung geben besonders für das letztere zahlreiche Beispiele. Es zeigt sich dabei, dass vielen der untersuchten Spezies die Fähigkeit innewohnt, falls (z. B. durch experimentelle Anordnung) keine Bestäubung erfolgt, gegen Ende der Anthese recht komplizierte, sonst nie vorkommende, aber immer äußerst zweckmäßige Bewegungen und Streckungen der beiderlei Sexualorgane eintreten zu lassen, deren Resultat die Autogamie ist. Die Cruciferen

sind also im stande, ihre Blüteneinrichtungen in zweckmäßiger Weise direkt abzuändern.

Sehr eingehend wird auf die Abänderungen sämtlicher blütenbiologischer Merkmale innerhalb systematischer Gruppen eingetreten (enorme Unterschiede in der Blüteneinrichtung, z. B. zwischen *Cardamine pratensis* L. und *trifolia* L., *Aethionema armenum* Boiss. und *diastrophis* Bge. etc.), insbesondere auch über die Variationen innerhalb einer Art und am selben Standort sind zahlreiche Beobachtungen beschrieben. — Bei der Gattung *Iberis* wird der Einfluss der Stellung der Blüte in der Inflorescenz auf ihre morphologische und biologische Ausbildung unter Hervorhebung der Litteratur besprochen.

Der sogen. „Honigsporn" der Cruciferen ist ein rein morphologisches Merkmal, das gewöhnlich nicht einmal Beziehungen zum Honigreichtum der betreffenden Blüten aufweist.

II. Crassulaceen.

Die Untersuchungen betreffen hier zunächst die Zahl der Blütenteile, den Grad der Honigbergung durch die nach außen vortretenden Fruchtknoten (die Blüten gehören zu den Klassen A, AB und B) und die Blumenfarbe. Bei der Besprechung der letzteren werden die phylogenetischen Reihen von H. Müller kritisch besprochen. — Sehr eingehend werden alsdann die Bewegungen der Petalen, welche zur Unterscheidung der Blütenstadien und in selteneren Fällen zu einigen anderen Zwecken dienen und in welchen sich die einzelnen Arten sehr voneinander unterscheiden, sowie die Bewegungen der Staubgefäße und der Griffel behandelt. In den letzteren lässt sich wiederum eine sehr ausgesprochene direkte Anpassungsfähigkeit dieser blütenbiologisch ebenfalls noch ziemlich niedrig stehenden Pflanzen erkennen, indem die Griffel den Staubgefäßen und die stäubenden Antheren den Narben am Anfang der Anthese durch oft ganz regellos erscheinende, aber immer sehr zweckmäßige Krümmungen und Streckungen ausweichen, während sie am Schluss der Anthese Bewegungen ausführen, welche Autogamie herbeiführen. Es zeigt sich hier ganz besonders deutlich eine Beeinflussung dieser Vorgänge und damit der Dauer der verschiedenen Stadien und der ganzen Anthese und eine Erhöhung oder Verminderung des Grades oder gar eine gänzliche Umkehrung des Charakters der Dichogamie durch veränderte Bedingungen, wie Abschluss der Insekten, Temperaturwechsel, Abschneiden der Blüten und Einstellen ins Wasser, Wassermangel u. s. w. Bei Regenwetter schwindet bei manchen Arten der Grad der Dichogamie so sehr, dass regelmäßig Autogamie erfolgt. — Einige wenige Arten sind völlig kleistogam, bei anderen bewirken kleine kriechende Insekten, welche die Wärme

und den Pollen der Blüten aufsuchen, die Bestäubung. — Betreffs alles weiteren muss auf die in der Abhandlung selbst mitgeteilten Beobachtungen verwiesen werden. — Der Schlusssatz dieses Abschnittes lautet: „Die niedrig angepassten Blüten sind im stande, sich an die Verhältnisse ihrer Umgebung direkt zweckmäßig anzupassen.“ —

III. *Saxifraga.*

Blütenstiele und Kelche dieser Pflanzen sind gegen aufkriechende Insekten drüsig behaart. Die meist weißen Kronblätter besitzen charakteristische Ader- und Punktzeichnungen, von H. Müller wahrscheinlich fälschlich als Dipteren-Anpassung bezeichnet. Bei einigen autogamen Arten (z. B. *S. tridachylites* L. und *luteo-viridis* Schott. et Kotschy) bleibt die Krone während der ganzen Anthese geschlossen. — Bezüglich der Lage des Fruchtknotens und des Grades der Bergung des von der Außenwand des Fruchtknotens abgesonderten Honigs bilden die Arten von *Saxifraga* eine Reihe, die von gänzlich offenen Blüten bis zu Blumen mit ziemlich vollkommen geborgenem Honig ansteigt.

Die meisten der untersuchten Blüten sind protandrisch. Ganz homogen ist nur *S. luteo-viridis* Schott. et Kotschy, sehr schwach dichogam ist auch *S. tridachylites* L. Protogynisch sind 11 Arten. Die Blütenstadien sind oft durch verschieden starke Oeffnung der Krone, durch Zurückschlagen der Kelchblätter, durch Hängendwerden der Blütchen oder durch Auftreten neuer Farben in den genannten Adern und Flecken voneinander unterschieden. Viele der beschriebenen protogynischen und protandrischen Formen sind knospenhomogam, was die Vermutung, dass die sämtlichen Arten von homogamen Vorfahren abstammen, bestärkt. —

Auch hier haben sich, wie bei vielen Cruciferen und bei den Gattungen *Sedum* und *Sempervivum* und anderen noch näher verwandten Formenkreisen (Umbelliferen!) Bewegungen der Filamente lange erhalten, dienen aber jetzt ganz verschiedenen Zwecken (Allogamie durch Heben der Antheren über die Mitte der Blüte und an dieselbe Stelle, wo zu einer anderen Zeit die Narben stehen, Autogamie durch Anlegen der Staubgefäße an die Narben, Verhinderung der Autogamie durch Wanderung der Antheren nach außen u. s. f.) und werden sogar oft gänzlich nutzlos. Bei einzelnen potogynen Arten bewirkt eine sonst nur als Folgeerscheinung der Reifung eintretende centrifugale Bewegung der Griffel Autogamie am Ende der Anthese. Noch andere Beispiele solchen Funktionswechsels von Organen und Bewegungen werden beschrieben.

Es werden zahlreiche Fälle lokaler Verschiedenheit einzelner Spezies an Material verschiedener Herkunft studiert. Dabei wird besonders auf die Zweckmäßigkeit dieser Abänderungen und

ihren Charakter als direkte Anpassungen hingewiesen: „Wir haben es hier mit Blüten zu thun, die an ihre Umgebung nur in geringem Grade angepasst, aber dafür jederzeit im stande sind, unter gewissen äußeren Einflüssen ihre Bestäubungseinrichtungen direkt in zweckmäßiger Weise abzuändern.“

Zum Studium der Frage, inwieweit die biologischen Unterschiede der Blüten parallel gehen mit den nicht durch Anpassung entstandenen, den sogen. morphologischen Merkmalen der Pflanzen, werden die Bestäubungseinrichtungen der Engler'schen Gruppen der Gattung *Saxifraga* vergleichend betrachtet, wodurch zugleich das zuletzt von Kirchner erweiterte Verzeichnis der blütenbiologisch bekannten Spezies aus der Gattung *Saxifraga* dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens entsprechend ergänzt wird. [83]

Kritisches und Polemisches.

Von Hans Driesch.

(Schluss.)

Geben wir nun Klebs zu, dass in eindeutiger Weise hier die Feuchtigkeit der Luft als auslösender formativer Reiz nachgewiesen sei, so dass wir also ein adaptives oder doch mindestens ein formatives Phänomen hier vor uns haben: ist damit sicher gestellt, dass bei Isolationen von Weidensprossen die Wurzelbildung demselben „sekundären“ Reiz, derselben „inneren Bedingung“ ihr Auftreten verdankt? Wäre es nicht denkbar, dass hier eigentlich ganz andere, mit dem „Fehlen“ irgendwie unmittelbarer zusammenhängende Faktoren ins Spiel treten, die aber dasselbe hervorrufen, da das nun gerade am Platze ist?

Doch geben wir Klebs auch seinen ganzen Gedankengang, seine Auflösung restituierender in adaptiv-formative Faktoren zu, nicht nur für diesen, sondern auch noch für manche andere Fälle: genügt er auch nur irgendwie für alle?

Dem Botaniker treten solche Phänomene, wie sie mich auf den Begriff des harmonischen Aequipotentialsystemes geführt haben, wohl nicht so nahe, zumal wenn er, wie Klebs durchweg, nur mit solchen Kennzeichen der Pflanzen experimentiert, die diese Organismen recht eigentlich zu „offenen“ Formen[1]) machen, so dass der Begriff des „Normalen“ auf die absolute Organisationstotalität gar nicht in Anwendung kommt.

---

1) Driesch, Analyt. Theorie 1894, p. 105f.

Aber es giebt doch auch wohl schon auf botanischem Gebiet, z. B. unter den Ermittelungen Vöchting's an Knollen, manches über einfache adaptiv-formative Auflösbarkeit Hinausgehende, mindestens solches, das zur Zulassung besonderer organisatorischer, restituierender Formativreize zwingt[1]).

Und nun gar die Tiere! Man denke an alles über *Hydra*, *Tubularia*, *Clavellina*, *Planaria* Ermittelte! An die Reduktionen, an die Restitutionen höheren Grades nach Störung des Regulationsverlaufs. Ja, ist selbst bei dem relativ einfachen Prozess der Regeneration eines Salamanderbeines auch nur irgendwie daran zu denken, hier jeden einzelnen „morphogenen Elementarprozess" ohne maßgebende Bedeutung des rein Organisatorischen formativ aufzulösen, und gar so einfach aufzulösen wie die Wurzelbildung der Weide, nämlich in äußere Reize? Dass solches nicht einmal bezüglich innerer Reize ohne Hinzuziehen des Begriffes des „Ganzen", oder mindestens des „Spezifischen" möglich ist, führte mich ja gerade auf den Begriff der Entelechie einer-, auf Zulassung von etwas der „inneren Sekretion" Aehnlichem[2]) andererseits.

Man darf den Entelechiebegriff nicht überflüssig machen zu können glauben, wenn man an Phänomenen arbeitet, bei denen der Begriff des „Ganzen" gerade, wie bei „offenen" Formen, gar nicht in Frage kommt.

Ist doch mein Entelechiebegriff überhaupt nur in zweiter Linie aus regulativen Erscheinungen, in erster aber aus dem analytischen Studium der reinen tierischen Entwickelung erwachsen, aus dem Studium des eigentlich „Embryonalen", dass botanischerseits überhaupt selten, und seitens Klebs gar nicht Objekt der Untersuchung gewesen ist.

Klebs ist dem Gedankengang meiner Beweise der Autonomie der Lebensvorgänge zwar weit gründlicher nachgegangen, als das sonst meist der Fall ist; er behandelt aber meine Anschauungen doch noch nicht spezifiziert genug. Andernfalls hätte er bemerken müssen, dass meine gesamten wissenschaftlichen Bestrebungen ursprünglich ja gerade von der Absicht ausgingen, alles Formbildungsgeschehen in formatives Reizgeschehen aufzulösen; in diesem Gedanken schrieb ich meine „Analytische Theorie", und alles bis 1896. Die Einsicht, dass in gewissen, ganz genau angebbaren Fällen solche Auflösung nicht möglich sei, ließ mich die Autonomie der Lebensvorgänge vertreten[3]).

1) Küster scheint neben adaptiv-formativen organisatorische Restitutionsreize zuzulassen.

2) Organ. Regul. p. 120. Gerade hier wird ein Vorstoß zur Analyse der Begriffe des „Genommenseins", des „Nichtmehrvorhandenseins" gemacht.

3) Vergl. besonders Driesch, Lokalisation p. 65—68 im Archiv f. Entw.-Mech. (Bd. VIII), p. 36—39 der Separatausgabe.

Man weiß, dass es sich hier um meinen „ersten Beweis“ und um die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme handelt.

Neuerdings kennen wir nun auch botanisch ein echtes harmonisches Aequipotentialsystem: versuche man doch auch nur mit Hilfe von Denkmöglichkeiten dessen formative, chemisch-physikalische, maschinelle Auflösung! Winkler giebt für Blätter von *Torenia* an, dass beliebige Zellen der Epidermis über den Hauptnerven Ausgang von neuen Sprossen werden können, und zwar entweder eine allein oder bis zu 4 oder 5 in Kombination; die Konsequenz, die sich hier ziehen lässt, hat der Entdecker nicht selbst gezogen: es ist aber klar, dass eine Kombination mehrerer Zellen als Formbildungsgang hier ein harmonisch-äquipotentielles System bedeutet, einem Blastomerenstadium vergleichbar[1]). —

Hat also Klebs dem eigentlichen Gedankengang meiner Autonomiebeweise nichts anhaben können, so fragt es sich, was wir denn nun, am Schlusse unserer Erörterungen, über seine Stellungnahme zu den allgemeinen Konsequenzen meiner Anschauung noch sagen sollen. Ich denke, das kann kurz sein, denn in allem Vorstehenden ist eben gezeigt, dass das viele wertvolle Positive, was Klebs nun geboten hat, die Entelechielehre überhaupt gar nicht berührt. Die Entelechielehre lässt eben Platz für sehr vieles Formative. Mit diesem Nachweis ist ein großer Teil unserer Aufgabe erledigt.

Beschränken wir uns also auf einige kurze Bemerkungen allgemeiner Art:

Gleich im Beginn seiner Schrift (p. 5) wird von Klebs die „Potenz“ als Folge von „spezifischer Struktur“ ausgegeben. Hier liegt aber doch gerade das Problematische, die ganze „Frage“. Ich glaube ja gerade bewiesen zu haben, dass Potenz nicht, oder doch zum mindesten nicht nur Folge von „spezifischer Struktur“ ist. Wenn nun weiter der Begriff „Substanz“ für spezifische Struktur (= Potenz) gesetzt wird, so muss ich ein Eingehen auf diese schwierigste aller Kategorien auf andere Gelegenheit verschieben[2]).

Auf. p. 15/16 wird auch mir ein Identischsetzen von Potenz und „Struktur“ zugeschrieben, was doch offenbar meinem Gedankengang nicht entspricht. Die „intensive Mannigfaltigkeit“ ist gerade „Nicht-Struktur“.

---

1) Winkler, Ber. Bot. Ges. 21, 1903, p. 96. Sollte nicht auch der Prozess der „Furchung“, der sich nach Winkler an einer Epidermiszelle als Formbildungsausgang abspielt, tierischer Furchung vergleichbar sein? Hier liegt ein Weg für Versuche offen. — Dass natürlich die gesamte Epidermis der *Torenia* ein komplex-äquipotentielles System ist, sei nur nebenbei gesagt. Eine Reihe seltsamer Probleme liegt hier vor.

2) „Die ganze Geschichte der Philosophie ist in ihrem tiefsten Kern betrachtet, ein Ringen um die Kategorie der Substantialität.“ E. v. Hartmann, Kategorienlehre p. 542.

Mit Recht wird bemerkt, dass ich chemische (und noch mehr krystallographische) Konstanten ein gewisses Bindeglied zwischen Biologischem und Physikalischem sein lasse (übrigens in anderer Form schon ein Gedanke Schopenhauer's und auch Hegel's). Es darf aber darüber nicht die fundamentale Verschiedenheit übersehen werden, die, trotz der Gradordnung der Konstanten, doch den Krystall vom Organismus, schon allein der Form nach, trennt: der Organismus ist typisch spezifisch kombinierte Form.

„Durchaus verschieden vom kausalen Geschehen" (p. 19) ist mein „Vitalismus" ganz und gar nicht. Meine Bemerkungen im letzten Referat in den „Ergebnissen"[1]) werden hier wohl alle Bedenken zerstreut haben: ein Anstoß zur Veränderung überhaupt muss stets da sein, nur kann, wenn Entelechie in Frage kommt, oft die Veränderung als Prozessfolge erscheinen, ohne dass für jede Einzelheit derselben eine Einzelursache notwendig sei. Wem das nicht passt, der mag sich hier ja für jede Einzelheit meine „Fernkräfte", oder Noll's morphästhetische Reize, oder Schneider's Positionsreize maßgebend denken; ich glaube aber gerade in diesem Aufsatz den Beweis geführt zu haben, dass diese Dinge der Relativität wegen keine wahren kausalen Einzelauflösungen sind.

Klebs meint (p. 21), man solle Versuche gerade an solchen Objekten anstellen, bei denen kausale Einzelaufhellung zu hoffen sei, nicht bei solchen, bei denen sie zur Zeit (?) aussichtslos erschiene. Das hat ihn selbst wohl in der Wahl seiner Objekte bestimmt und ihm ja auch reiche Ausbeute geliefert. Ich würde mich aber unnötig wiederholen müssen, wollte ich nochmals ausführen, dass mir ein geradezu fundamentaler begrifflicher Gegensatz zwischen „offenen Formen" und „harmonisch-äquipotentiellen Systemen" vorzuliegen scheint.

Versuche an ersteren, wie Klebs sie ausführte, sind an sich und für die Biologie überhaupt von großer Bedeutung — für Dinge, die ihnen begrifflich ganz fremd sind, nützen sie gerade so wenig wie thermische Untersuchungen für die Optik[2]).

So glaube ich denn meinerseits auch mit Klebs zu einer „Verständigung" gelangt zu sein: unsere beiderseitigen Arbeiten

---

1) Ergebn. d. Anat. u. Entw. XI, für 1901 (1902), p. 906f.

2) Ueber Noll's Morphästhesie bemerkt Klebs (p. 95), bei der Entstehung von Seitenwurzeln an der Konvexseite der gekrümmten Mutterwurzel möchten vielleicht Wasserversorgungsverhältnisse maßgebend sein. Das erscheint wohl als möglich und ich habe (vgl. Ergebn. d. A. u. E. XI, 1902, p. 911) diese Ergebnisse Noll's nie für besonders beweisend für seine Anschauungen gehalten, obwohl er gerade von ihnen ausging. Was Noll aber sonst heranzieht, scheint mir z. T. in der That einer Einzelkausalauflösung unzugänglich zu sein.

und Schlüsse können nebeneinader bestehen: sie berühren und stören sich nicht.

Oder sollte ich aus Bemerkungen auf Seite 120 und 124 des Klebs'schen Buches gar den Schluss ziehen dürfen, dass er so ganz fest von der Möglichkeit, die „Einheit" des Organismus aus lauter Einzelkausalgeschehen abzuleiten doch nicht überzeugt ist? —

Den eingehenden Erörterungen der Ansichten jener Forscher, welche ausdrücklich auf die aus den Resultaten der theoretischen Morphologie gewonnenen Lehre von der Lebensautonomie Stellung nahmen, sei nun kurz die Erwähnung zweier anderer Männer beigefügt, welche sich in mehr allgemeiner Fassung über die Frage des „Vitalismus" äußerten.

Bei Neumeister[1]) berührt seltsam die offenbar ziemlich weitgehende Unkenntnis der neueren auf morphologischem Boden erwachsenen „vitalistischen Litteratur". Wenn man wenigstens bei ihm liest, dass man, abgesehen von den „grundlegenden" (?)[2]) Aeußerungen Bunge's „in der Litteratur wohl Bemerkungen, dass der mechanistische Gedanke „öde" oder „gescheitert" sei, aber leider keinen brauchbaren Versuch finde, die gegnerischen Meinungen mit Gründen zu widerlegen oder andere Ideen an deren Stelle zu setzen", so lässt das nicht gerade auf eine besonders eingehende litterarische Orientierung schließen.

Was Neumeister positiv bietet, besteht weniger in wirklich analysierenden und beweisenden Leistungen, als in einem nicht gerade kritisch geklärten Operieren mit den Begriffen „Empfindung" und „Psyche"[3]).

Negativ bietet er viel Gutes: abgesehen von dem bekannten Hinweis auf die physikalische Unverständlichkeit der auswählenden Resorptionen und Umsätze, findet man in seinem Buche treffende Kritiken luftiger Theorien, z. B. Verworn's, und eine gute Ablehnung der Uebergriffe und angeblichen Allleistungen der physikalischen Chemie, der Eiweißchemie und der Katalytik. Seine Ausführungen über Atmung sind den meinigen[4]) nahe verwandt. Einen wirklich strengen Beweis der Lebensautonomie wusste ich allerdings zur Zeit aus allen von Neumeister vorgebrachten Daten nicht zu gewinnen; als „Indizien" sind sie immerhin wertvoll; zunächst bewegt sich aber alles noch zu sehr im Rahmen bloßer

---

1) Neumeister, Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen. Jena 1903.

2) Ueber Bunge's schwankenden Standpunkt, ja darüber, dass er eigentlich gar nicht „Vitalist" ist (!), vergl. den vorigen Artikel dieser Serie p. 458.

3) Auch andere Wendungen, wie z. B. p. 29 der Ausdruck „Gesetze der Materie", erscheinen kritisch bedenklich.

4) Organ. Regul. Teil B., V.

„Teleologie“[1]). Auch die Ablehnung des psycho-physischen Parallelismus, obwohl sachlich zutreffend, ist in der ihr von Neumeister gegebenen Form mehr Behauptung als Beweis. —

Stern[2]) geht von der v. Hartmann'schen Anschauung eines Endes des Lebens aus und will diese „pessimistische“ Auffassung widerlegen durch Berufung darauf, dass aus dem zweiten Energiesatz, wegen der nur asymptotischen, aber nie absoluten Natur aller Intensitätsausgleiche, ein Satz von der Erhaltung der relativen Spannungen folge. Nur solcher aber bedürfe das Leben, es könne also stetig existieren. Da wir in kurzem in viel allgemeinerer, seine Allgültigkeit wirklich prüfender Form, auf den sogenannten „zweiten“ Energiesatz und sein Verhältnis zu Lebensvorgängen eingehen werden, mögen diese kurzen Andeutungen über die teilweise sehr anregenden Darlegungen Stern's hier genügen, und es mag, als die Entelechielehre besonders angehend, nur noch erwähnt sein, dass Stern das Plasma als eines unter vielen möglichen Mitteln des „Lebensprinzips“ ansieht, dass also nach ihm nicht das Leben vom Plasma, sondern umgekehrt das Plasma vom Leben bedingt erscheint. Es ist klar, dass solche Auffassung, obwohl nicht metaphysisch, doch praktisch jenseits der Erfahrungsmöglichkeit liegt. —

Vorwiegend um zu zeigen, von wie vielen verschiedenen Seiten das Dogma von der physiko-chemischen Allleistungsfähigkeit zur Zeit beanstandet wird, ist der beiden letztgenannten Forscher hier Erwähnung gethan worden; um darzuthun, eine wie starke Gegnerschaft jenem Dogma nun auch auf einem scheinbar ganz fern liegenden Gebiet erwachsen ist, mag auch noch das folgende gesagt sein:

In meiner „Seele“ (§ 62) habe ich ausgeführt, dass die Lehre vom „psycho-physischen Parallelismus“ mit ihrer einen — der „physischen“ — Hälfte die Frage der Lebensautonomie eng berührt, indem sie nämlich die physiko-chemische Auflösbarkeit aller Bewegungsleistungen der Organismen ausdrücklich behauptet. Mit jener Auflösbarkeit habe ich zugleich das Dogma vom Parallelismus verworfen.

Ich habe meine Schriften bisher als Naturforscher geschrieben und habe die eigentlich philosophische Litteratur lediglich auswählend gekannt und benutzt; das ist in der „Seele“ ausdrücklich bemerkt worden (p. IV). Im letzten Grunde ist aber doch alle menschliche Wissenschaft Eine, und so darf ich denn hier wohl

1) Noch mehr ist solches in den wenig klaren Ausführungen Benedikt's der Fall, weshalb wir von einem Eingehen auf dieselben hier Abstand nehmen (M. Benedikt, Das biomechanische [neo-vitalistische] Denken in d. Medizin u. in d. Biologie. Jena 1902).

2) Stern, Der zweite Hauptsatz der Energetik und das Lebensproblem. Zeitschr. f. Philos. u. philos. Kritik, 121/122, 1903, p. 175.

mit einer gewissen Befriedigung feststellen, dass erweitertes Studium der eigentlich philosophischen Litteratur mir gezeigt hat, wie außerordentlich die Lehre vom Parallelismus unter Philosophen gerade in letzter Zeit an Boden verloren hat. Ich nenne hier neben E. v. Hartmann, der schon in der „Seele" Berücksichtigung fand[1]), neben Sigwart, Schuppe und Lasson, die dort ebenfalls wenigstens genannt wurden, namentlich Stumpf und Busse, und kann es mir nicht versagen, mit wenigen Worten auf des letzteren, mit meiner „Seele" gleichzeitig erschienenes Werk: „Geist und Körper, Leib und Seele"[2]) einzugehen, soweit wenigstens dasselbe zur Entelechielehre in nähere Beziehungen tritt.

Busse behandelt die Frage des Parallelismus in großer Tiefe und Gründlichkeit. Ich kann seiner ablehnenden Kritik in allen wesentlichen Punkten zustimmen; es ist seltsam, wie eng sich unsere Gedankengänge bisweilen berühren: man vergleiche sein „Telegrammbeispiel" (p. 310) und seine Erörterung des Sprechens in verschiedenen Sprachen (p. 315) mit § 64 meiner Schrift. Auch wenn er alle beziehenden Begriffsformen (p. 225f. und sonst) gegen den Parallelismus verwendet, berührt Busse sich eng mit mir[3]).

Weniger stimme ich mit seiner, meiner Meinung nach zu engen, Auffassung des Begriffes „Natur" überein: dass alle „Seelen" außer „meiner"[4]) für die subjektiv-idealistische, also die einzige unmetaphysische Betrachtung nur als „Naturfaktoren" in Betracht kommen können, formuliert Busse nicht klar genug; daher würdigt er auch (z. B. p. 241f.) den „Vitalismus" nicht hinreichend. Da handle es sich günstigenfalls bloß um eine neue „physische" Kraft. Gewiss! Aber auch bei Ablehnung des Parallelismus zu Gunsten der Wechselwirkungstheorie handelt es sich, soweit Objektives („Objektales") in Betracht kommt, „bloß" darum[5]). Der Begriff der „intensiven Mannigfaltigkeit" deckt hier die Bedürfnisse des „Vitalismus" und der objektalen Psychoidologie.

Es hängt mit dem Gesagten zusammen, dass ich es auch beanstanden muss, wenn Busse (p. 330) den Organismen (und chemischen Verbindungen) den Einheitscharakter abspricht: man denke

---

1) Der mindestens schwankende Standpunkt Wundt's ward ebenfalls schon in der „Seele" (§ 63. Auch Zusatz 21) betont. Busse (z. B. p. 277) denkt hier ebenso wie ich.

2) Leipzig 1903. Hier auch Würdigung der gesamten Litteratur.

3) Vergl. auch Busse, p. 285, wo die Grenzenlosigkeit des Spielraums der hirnphysiologischen Möglichkeiten gerade gegen den Parallelismus verwertet wird, mit „Seele" § 66.

4) Der Ausdruck „meiner" ist nicht ganz korrekt, doch schadet das in diesem Zusammenhang nichts.

5) Das Wort „Kraft" soll hier nichts Bestimmtes besagen, sondern ist im unbestimmten Sinne von „Faktor", „Agens" u. s. w. angewendet.

hier wieder an den Begriff der intensiven Mannigfaltigkeit, der Entelechie.

Busse scheint sich alle Naturforschung als immer noch sehr im eigentlich mechanistischen Dogmatismus befangen zu denken; der ist denn doch dank Mach, Paul du Bois-Reymond und den Energetikern glücklich selbst im Anorganischen überwunden, wenn Kant ihn in seinen „metaphysischen Anfangsgründen" noch nicht überwunden hatte. Die Ansicht, welche in den „Atomen" kleine Billardkugeln sieht, ist doch selbst unter denkenden Vertretern der Wissenschaft vom Anorganischen keiner Diskussion mehr wert.

Ueber Busse's Stellung zum ersten Energiesatz bemerke ich hier, da ich auf diese Frage bald eingehend zurückkomme, nur, dass mir seine Kritik vortrefflich, sein Positives, das in der Ablehnung der Allgültigkeit des Satzes von der Energiekonstanz[1]) gipfelt, nicht acceptabel erscheint. Der Begriff „Energie" erscheint nicht genügend analysiert.

Doch genug der Kritik; sind es doch viel mehr Punkte, die mich mit Busse verbinden, als die mich von ihm trennen; das parallelistische Dogma ist durch ihn wohl aus seinen letzten Schlupfwinkeln vertrieben.

So fällt denn sich für unfehlbar haltende physiko-chemische Dogmatik an allen Orten des naturwissenschaftlichen Gebietes, und so werden wir denn wohl bald diese Dogmatik dem Darwinismus im Tode nachgefolgt sehen und das unangefeindete Aufblühen einer wirklich selbständigen, vorurteilslosen Biologie erleben.

Die Biologie, die Lehre vom „Leben" aber umfasst uns dieses in der Gesamtheit seiner objektalen Erscheinungen. [77]

Heidelberg, 31. Juli 1903.

Zusatz. Zu der zusammenfassenden Betrachtung, mit der Wundt die neue Auflage seiner „Physiologischen Psychologie" beschließt, und welche auch selbständig unter dem Titel „Naturwissenschaft und Psychologie" (Leipzig 1903) erschienen ist, bemerke ich hier folgendes:

Wundt vertritt den früher (z. B. Analyt. Theorie) auch von mir vertretenen Standpunkt, dass Kausalität und Teleologie korrespondierende Parallelbegriffe seien. Er vertritt also bezüglich des Kausalen die „Maschinentheorie des Lebens". Besondere Vital-

1) Der Energiesatz als „Aequivalenzsatz" dagegen soll für die „Natur" allgültig sein, für „Seelen" gar nicht in Betracht kommen. Hier erscheint wieder der Begriff „Natur" als zu eng gefasst. — Es verdient bemerkt zu werden, dass Busse zur Frage der sogenannten „Willensfreiheit" nicht sehr ausgesprochen Stellung nimmt; manche Stellen lassen sich für (z. B. p. 478), manche wieder (z. B. p. 370) dieselbe deuten.

kausalität (also meine Autonomie) verwirft er, da Kausales stets eindeutig, Finales aber vieldeutig sei; beides passe nicht in einen Begriff zusammen. Mir scheint, dass Vitalkausalität ebenso eindeutig wie anorganische Kausalität wird, wenn man auf die Spezifität aller begleitenden Bedingungen achtet; solches thut meine autonome Vitalkausalität.

Was Wundt (p. 66ff.) positiv vorbringt, ist gar zu allgemein gehalten; auf meine besonderen Gedankenreihen, insbesondere auf die beiden Punkte, wo mir physiko-chemische Kausalität versagte, geht er nicht ein. Warum soll (p. 69) „eine bestimmte Reihe von Lebensvorgängen" nicht eine „zu allen einzelnen hinzukommende besondere Wesenheit" sein? Dass Entsprechendes bei der Zusammensetzung mechanischer Bewegungen nicht der Fall ist, besagt doch gar nichts. — Auch ich leite jeden Zeitmoment aus dem unmittelbar Vorhergehenden ab (vgl. p. 70).

Den psycho-physischen Parallelismus vertritt Wundt jetzt noch schärfer als früher; alles scheinbar psycho-physisch Kausale wird ausdrücklich als provisorisch bezeichnet. Hierzu vergleiche man meine „Seele", auf die Wundt nicht mehr eingehen konnte.

10. September 1903.

Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen.

Von Dr. M. Gräfin v. Linden (Bonn).

In einer Abhandlung über „Die Flügelzeichnung der Insekten", die im XXI. Bd. Nr. 20, 21, 23 dieser Zeitschrift zum Abdruck kam, habe ich unter anderem die Frage nach der Natur, der Bildungsweise und der Herkunft der Schmetterlingspigmente behandelt. Die Anschauung, die ich mir auf Grund meiner damaligen Untersuchungsergebnisse gebildet hatte, fasste ich in folgenden Worten zusammen: „Die Schuppenpigmente entstehen im Darm der Raupe vor ihrer Verpuppung. Sie erscheinen hier als ein Umwandlungsprodukt der den Darminhalt der Raupe bildenden Chlorophylllösung. Sie erfüllen so wie vorher das gelöste Chlorophyll die Darmepithelien, werden vom Blut aufgenommen und im Körper verbreitet und zwar entweder in körnigem Zustand (Einschlüsse der Blutzellen) oder in Lösung. Auf diese Weise gelangen sie in das Körperepithel, wo sie sich an bestimmten, für die Atmung des Insekts besonders wichtigen Stellen als rote Farben niederschlagen. Ob das rote Pigment indessen irgend welche physiologische Bedeutung für den Gasaustausch hat, konnte ich nicht feststellen". Es schien mir ferner wahrscheinlich, dass sowohl die gelbbraunen und braunen als auch die orangegelben Farben der Vanessen auf den roten Darmfarbstoff zurückzuführen seien, und ich hielt es auch

für möglich, dass die Pigmente die Fähigkeit besitzen, sich unter bestimmten Verhältnissen im Körper der Raupe und Puppe zu entfärben, um dann unter anderen Bedingungen ihre ursprüngliche Farbe wieder zu erlangen. Eine nähere Beziehung, eine Verwandtschaft des roten Pigmentes mit der Harnsäure, wie sie nach den Untersuchungen von Hoppkins und Griffiths bei den gelben Pieridenpigmenten zu bestehen scheint, hielt ich schon damals für ausgeschlossen. Es war mir indessen auf Grund meiner Befunde noch nicht möglich, über die chemische Natur der roten Vanessenfarbstoffe irgendwelche halbwegs begründete Hypothese aufzustellen und damit blieben auch alle Versuche, die physiologische Rolle der Pigmente festzustellen, leere Vermutungen. Im Laufe der letzten zwei Jahre ist es mir nun gelungen, genügendes Material zu sammeln, um auf eine chemische Untersuchung der Pigmente eingehen zu können und auf diese Weise die Lösung der schwebenden Fragen vorzubereiten. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in dem Archiv für die gesamte Physiologie (Bd. 98, 1903, p. 1—89, mit 3 Textfiguren und 1 Tafel) zur Veröffentlichung gelangt, sollen aber auch hier zusammenfassend mitgeteilt werden, da die Resultate nicht nur für den Physiologen, sondern auch für den Zoologen von Interesse sein dürften. Bevor wir indessen auf die Untersuchungsergebnisse eingehen, die uns über die chemische Natur des Pigmentes orientieren sollen, dürfte es nützlich sein, mitzuteilen, was sich über die Entstehung, die Verteilung und das Verhalten des roten Farbstoffes neues ermitteln ließ während der Zeit, da die Pigmente noch in den Körpergeweben der Raupe, der Puppe und des Schmetterlings eingeschlossen sind.

In der oben zitierten Arbeit über die Flügelzeichnung der Insekten ist bereits betont worden, dass bei der Entstehung der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, während der Puppenruhe, die verschiedenen Farben in ganz bestimmter Weise aufeinander folgen und zwar so, dass die helleren Töne zuerst, die dunkleren zuletzt auftreten. Der Flügel einer eben verpuppten Raupe von *Vanessa urticae* ist z. B. grünlich, bald wird er gelb, rötlich, rot und ganz zuletzt erscheinen die braunen und schwarzen Töne. Diese Farbenfolge gilt indessen nicht nur für die Vanessen, wir beobachten ganz dasselbe bei der Puppenentwickelung vieler anderer Tagfalter, überhaupt aller Schmetterlinge, die ich bisher zu untersuchen Gelegenheit hatte und die in ihrer Flügelzeichnung gelbe, rote und braune oder schwarze Töne aufweisen. Es zeigte sich aber, dass auch die Schmetterlingsraupen nicht mit ihrer definitiven Färbung zur Welt kommen, dass auch sie eine Farbenmetamorphose durchmachen, die uns lebhaft an die Succession der Farbentöne auf den Puppenflügelchen der Schmetterlinge erinnern.

Die Körperfarbe der eben aus dem Ei gekrochenen Raupe von *Vanessa urticae* oder *io* ist hellgelb; sobald indessen die Räupchen ihre Geburtsstätte verlassen und auf der Rückseite des das Nest bergenden Blattes ihr Nahrungsbedürfnis befriedigen, beobachten wir schon nach kurzer Zeit, dass die hellgelbe Grundfarbe des Raupenkörpers durch rotbraune Flecken marmoriert erscheint. Der braunrote Farbstoff tritt zuerst am Vorderende des Räupchens auf, so dass es Raupen giebt, die überhaupt nur am Thorax gezeichnet sind; allmählich verbreitet sich indessen das rote Pigment auch auf die abdominalen Segmente. Die Raupenhaut zeigt in diesem Entwickelungsstadium, statt der für die Vanessen charakteristischen Dornen, vier Reihen in weisse Flecke eingesenkte einfache Haare, die den Räupchen den Anschein wenig behaarter Pieridenraupen geben. Nach der ersten Häutung entwickelt sich indessen bereits der Typus der Dornenraupe. Die Farbe der Raupen ist unmittelbar, nachdem sie ihre Hülle abgeworfen haben, hell rotbraun. Der vorher dunkel gefärbte Kopf ist, wie nach jeder späteren Häutung weißlich, und ebenso hell erscheinen die Dornen und die Beine. Nach Verlauf eines halben Tages pflegen indessen Kopf, Dornen und Beine die dunkle Chitinfarbe angenommen zu haben und die Raupe selbst ist jetzt, wenigstens wenn es sich um *Vanessa io* handelt, gleichmäßig braunschwarz gefärbt; bei *V. urticae* treten schon in diesem Entwickelungsstadium die helleren Rücken- und Seitenzeichnungen auf.

Wenn wir nun die Körperhaut einer jüngeren oder älteren Vanessenraupe abpräparieren, so finden wir, dass sich unter der dunkel gefärbten Raupenkutikula hohe Epithelzellen befinden, deren Zellen mit grünlichen, gelbroten und braungelben Farbstoffen erfüllt sind.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass sowohl der grünliche, wie auch der rotgelbe und gelbbraune Farbstoff an Körnchen gebunden ist, die innerhalb der Zelle meistens in der Umgebung des Kernes besonders dicht angehäuft sind. Wird nun eine solche Raupe ins Wasser geworfen und dieses bis zum Sieden erhitzt, so sehen wir, dass in demselben Augenblick, wo die allgemeine Muskelstarre die Gerinnung des Körpereiweißes anzeigt, die Farbe der Raupenhaut von Gelbbraun in leuchtendes Karminrot umschlägt: Die ursprünglich gelbgrünen oder rotgelben und gelbbraun gefärbten Körnchen haben sich in karminrote Granulationen verwandelt. Aber auch außerhalb der Epithelzellen hat sich der rote Farbstoff gebildet; wir finden interzelluläre Ansammlungen von roten Körnern und Krystallen, die unter der Epidermis liegenden Fettzellen enthalten das rote Pigment, das jetzt auch die Tracheenendigungen und die Tracheenendzellen färbt und selbst in den Muskeln besonders an deren Insertionspunkten niedergeschlagen

ist. Aber auch in der Puppenepidermis der Vanessen bringen hohe Temperaturen ähnliche Veränderungen hervor, merkwürdigerweise indessen vorzüglich in solchen Puppen, deren Puppenhülle braun gefärbt ist. Die grünen Puppen von *Venessa io* zeigen sehr wenig Neigung rote Farbstoffe zu bilden.

Die Entstehung des roten Pigmentes kann indessen auch noch auf andere Weise eingeleitet werden. Wird z. B. ein Stückchen Raupen- oder Puppenepidermis in Glyzeringelatine eingebettet, so kann manchmal schon nach wenigen Stunden der Farbenwechsel eintreten. Auch trockene Hitze (Ofenwärme, Sonnenbestrahlung) hat die Rotfärbung der Epidermis zur Folge, ebenso tritt die Verwandlung des gelben und gelbbraunen Pigmentes in karminroten Farbstoff ein, wenn wir Vanessenpuppen durch Chloroformdämpfe töten, oder aber unter Wasser, oder in Kohlensäureatmosphäre ersticken. Bekannt ist es ferner, dass Puppen, die mit schmarotzenden Insektenlarven infiziert sind, die Infektion durch intensive Rötung der Puppenhülle zu erkennen geben. Sehr wichtig für das Verständnis des physiologischen Prozesses, der dieser Farbenmetamorphose zu Grunde liegt, ist die Thatsache, dass die Pigmente der Raupenhaut durch reduzierende Mittel (Ammoniumsulfid) sofort in ihre karminrote Modifikation verwandelt werden können.

Eine Umwandlung des gelben und gelbbraunen Farbstoffs in karminrote Granulationen tritt nicht ein, wenn die Raupen oder Puppen vor dem Gekochtwerden in Alkohol gelegen haben, oder wenn der Raupen- oder Puppenkörper mit Wasser zerrieben wird und das Filtrat und der Filterrückstand erhitzt wurden. Ich schließe hieraus, dass sowohl durch den Alkohol, wie auch durch die Behandlung der Gewebe mit Wasser die Muttersubstanz des roten Pigmentes verändert oder zerstört, jedenfalls reaktionsunfähig gemacht wird.

Wir haben bis jetzt ausschließlich Fälle kennen gelernt, in denen sich das rote Pigment in der absterbenden Epidermiszelle gebildet hat, es giebt indessen während der Puppenentwickelung der meisten Schmetterlinge einen Zeitpunkt, wo das rote Pigment ganz normalerweise in den Epidermiszellen entsteht, und der ganzen Puppe ein karminrotes Aussehen verleiht. Schäffer spricht daher von einem „roten Stadium", das die Schmetterlingspuppen durchlaufen. Auch van Bemmelen hat bei seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Flügelzeichnung der Vanessen in der Puppenhülle diese eigentümliche Erscheinung beobachtet, und glaubte, dass sich die Rötung der Gewebe unter dem Einfluss der atmosphärischen Luft vollziehe. Ich selbst habe indessen stets gefunden, dass die roten Farbstoffe in der Puppenhülle auftreten, auch ohne dass eine direkte Berührung der Gewebe mit der äußeren Luft stattgefunden hatte.

Unter dem Mikroskop erkennen wir, dass die Epithelzellen in einem derartigen rotgefärbten Stück Puppenepidermis gefärbte Körnchen der verschiedensten Schattierungen enthalten. Während bei den durch Erhitzen rotgefärbten Schmetterlingsraupen oder Puppen fast ausschließlich karminrote Granulationen angetroffen werden, finden wir in den Zellen der auf normale Weise rotgefärbten Puppenhaut neben karminroten Körnchen solche von zinnoberroter, orangeroter, ja selbst grünlichgelber Färbung.

Waren die Puppen von *Vanessa urticae*, deren Epithel durch Eintauchen der Puppe in siedendes Wasser die rote Farbe angenommen hatte, längere Zeit trocken der Luft ausgesetzt, so war der rote Farbstoff bereits im Verlauf von zwei Tagen verschwunden. Statt dessen erschien die Epidermis leuchtend gelb gefärbt und an denjenigen Stellen, wo sich vorher am meisten roter Farbstoff befunden hatte, lagen jetzt zahlreiche gelbe und gelbbraune Körnchen. Die Gewebe, welche vorher sauer reagiert hatten, zeigten nun neutrale Reaktion. Auch Salmiakdämpfe verändern den roten Farbstoff in ähnlicher Weise, die karminroten Körnchen werden unter dem Einfluss der Dämpfe erst orangegelb, dann braungelb. Reduzierende Mittel, z. B. Ammoniumsulfid, verändern die karminroten Pigmente nur wenig, sie werden wohl nach intensiver Einwirkung des Reduktionsmittels noch tiefer violettrot, durch oxydierende Mittel werden sie dagegen in gelbrote bis gelbgrün gefärbte Farbstoffe verwandelt, von derselben Schattierung, wie sie vorher in der Haut des lebenden Tieres angetroffen wurden. Die gelben und roten Pigmente finden sich indessen nicht nur in der Epidermis von Raupe, Puppe und Falter, sie sind auch im Blut dieser Insekten enthalten und krystallisieren in schönen, meist zwiebelrot bis karminrot gefärbten Nadeln oder in klinorhombisch gebauten Plättchen aus, sobald ein Tropfen Blutflüssigkeit unter einem Deckglas langsam verdunstet. Der Farbstoff befindet sich sowohl in der Blutflüssigkeit wie in den Blutzellen und wird auch zu größeren Klumpen zusammengeballt in den im Blut der Raupe schwimmenden Fettzellen beobachtet. Die größte Menge des Pigmentes finden wir indessen, wie bereits in meiner letzten Arbeit erwähnt wurde, in dem Darm der sich zur Verpuppung anschickenden Vanessenraupe. So lang die Raupe noch Nahrung zu sich nimmt, ist ihr Darm von einer alkalisch reagierenden Chlorophylllösung erfüllt und auch die meisten Epithelzellen sind von grünen Tröpfchen durchsetzt. Das ganze Darmepithel erscheint daher grünlich gefärbt und giebt unter dem Spektroskop das charakteristische Spektrum des Chorophyllans. In einzelnen Darmzellen beobachten wir indessen jetzt schon gelbliche Granulationen und wenn wir dem Präparat etwas Essigsäure zusetzen, um Zellgrenzen und Zellkerne deutlicher sichtbar zu machen,

so geht auch der grünliche Inhalt der übrigen Zellen in gelb über, ja wir beobachten, dass selbst die Chlorophyllkörner der aus dem Darminhalt stammenden Pflanzenzellen ebenso in gelbliche Granula verwandelt werden. Diese Bildung gelber Farbstoffe in den Epithelzellen des Darmes, die offenbar aus der Einwirkung einer in den Epithelzellen produzierten organischen Säure auf die resorbierte Chorophylllösung zu erklären ist, wird um so intensiver, je älter die Raupe wird, je mehr die Zeit der Verpuppung herannaht.

Oeffnen wir den Darm einer Raupe unmittelbar vor ihrer Verpuppung, so finden wir zu unserer Ueberraschung, dass ihr Darm statt der alkalisch reagierenden Chlorophylllösung eine zwiebelrote Flüssigkeit enthält von ausgesprochen saurer Reaktion. Wir finden ferner neben Blattüberresten, deren Zellen mehr oder weniger zerfallene Chlorophyllkörper und einen gelben krümligen Farbstoff enthalten, abgelöste in der roten Flüssigkeit flottierende Darmepithelien, die ebenfalls rot pigmentiert sind. Auch die Zellen, welche jetzt den Epithelüberzug des Darmes bilden, enthalten zum Teil wenigstens roten Farbstoff. Besonders ist es, wie ich früher schon beschrieben habe, die Umgebung der Kerne, welche intensiv pigmentiert erscheint, allmählich verwandelt sich jedoch der ganze centrale Teil der Zelle in eine rotgefärbte Masse, die sich von dem peripheren Zellplasma scharf abgrenzt. Der Zellkern wird aus seiner ursprünglichen Lage im mittleren Teil der Zelle verdrängt und erscheint in derartig umgebildeten Darmzellen als halbmondförmiger Körper, der an die Seite oder an die Spitze der Zelle angepresst ist. Schließlich lösen sich die in dieser Weise degenerierten Darmepithelien aus ihrem Zusammenhang los und flottieren in der den Darm erfüllenden Flüssigkeit. Es wurde bereits erwähnt, dass diese letztere statt grün, zwiebelrot gefärbt ist und es wird sich fragen, ob hier eine Verwandlung der früher vorhandenen Chlorophylllösung stattgefunden hat, oder ob der Darminhalt ein Abscheidungsprodukt der degenerierten Darmepithelzellen darstellt. Dass eine große Anzahl der untergegangenen Darmepithelzellen ihren Inhalt an die Darmflüssigkeit abgiebt, ist wohl nicht zu bezweifeln, dennoch ist anzunehmen, dass bei der eintretenden sauern Reaktion im gesamten Verdauungstraktus auch eine direkte Umwandlung der alkalischen grünen Chlorophylllösung in eine sauer reagierende gelbe, schließlich gelbrote Flüssigkeit eintritt. Dieser rote Darmfarbstoff wird nun, wie ich ebenfalls schon früher festgestellt habe, während der Puppenruhe teils durch den Blutstrom, teils durch amöboide Zellen im ganzen Körper des Insekts verschleppt und gelangt so bis in die peripheren Teile, bis unter die äußere Haut. Auf Präparaten finden wir das Pigment in Gestalt kleiner roter Körnchen wieder, die hauptsächlich am Rand der Blutbahnen besonders im Fettgewebe und unter der Epidermis an-

gehäuft sind. Sehr reichlich ist die Ansammlung roten Farbstoffs stets in der Nähe der Stigmen, hier ist er auch zuerst in den Epithelzellen enthalten, so dass ich früher eine direkte Einwanderung des roten Farbstoffs in die Epithelzellen angenommen hatte. Seitdem mir aber der Versuch gezeigt hat, dass der rote Farbstoff auch unmittelbar aus den grün- und rotgelben Granulationen der Epithelzellen hervorgeht, halte ich es für fraglich, ob in dem gegebenen Fall thatsächlich an eine Einwanderung von Farbstoff gedacht werden kann. Der Transport des roten Farbstoffs wird, wie schon erwähnt, zum Teil durch amöboide Zellen besorgt, die in einem bestimmten Zeitpunkt der Puppenruhe in den Darm eindringen und sich mit den degenerierten und abgestoßenen Epithelien beladen. Eine amöboide Zelle habe ich bis zu sieben Darmzellen in sich aufnehmen sehen. Die Zellmembranen scheinen ziemlich rasch verdaut zu werden, während der Farbstoff oder wenigstens ein Teil desselben als rotes Korn im Zellleib der amöboiden Zelle zurückbleibt und so in kondensierter Form seine Wanderung durch den Körper antritt.

Es findet indessen während der Puppenruhe niemals ein vollständiger Verbrauch des roten Farbstoffs statt; ein Teil wird von dem ausschlüpfenden Schmetterling ausgestoßen, während ein anderer Teil im Darm des Schmetterlings verbleibt. Auch das Hautepithel der Falter enthält das rote Pigment und ebenso die Geschlechtsorgane desselben. In den malpighischen Schläuchen konnte ich stets nur wenige gefärbte Exkretkörner entdecken.

Werden die Schmetterlinge während ihres Falterstadiums mit Traubenzuckerlösung gefüttert, so findet noch Tage lang eine Abscheidung roter Exkrettropfen per anum statt, ungefütterte Falter scheiden, nachdem ihre erste Entleerung stattgefunden hat, nur noch ganz wenig Farbstoff ab.

Der pigmentierte Auswurf des ausschlüpfenden Schmetterlings besteht seiner Hauptmasse nach aus Konkrementen von harnsauerm Kalium und harnsauerm Natrium, auf die sich der rote Farbstoff niederschlägt und es ist vollkommen unrichtig anzunehmen, dass beides, die harnsauern Salze wie ihr Pigment, Produkte der vasa malpighi seien. Auf Filtrierpapier aufgefangen entstehen von einem einzigen Schmetterling von *Vanessa urticae* Flecken, die Thalergröße erreichen können. Die Farbe dieser Flecken ist im Centrum am dunkelsten rot, nach der Peripherie hin hellen sie sich auf und ihr äußerster Rand pflegt gelb, gelbgrün oder braungrün gefärbt zu sein. Die Menge des abgesonderten Farbstoffs ist bei den einzelnen Vanessenarten recht verschieden. Die stärkste Abscheidung beobachtete ich bei *Vanessa urticae* und bei *Vanessa atalanta*, sehr wenig rotes Pigment enthalten die Exkremente von *Vanessa io*,

die auf Filtrierpapier einen kleinen rosa Fleck mit großem gelb und braungrün gefärbten Hof hinterlassen.

Der rote Exkrementefarbstoff krystallisiert in derselben Weise wie der rote Epidermis-, Darm- und Blutfarbstoff. Wir treffen nach langsamer Verdunstung der gefärbten Lösung dieselben Drusen, federförmig verzweigte Nadelbüschel und Platten an, wie wir sie oben beschrieben haben. Da aber nicht nur die Farbe und die Krystallform der Exkrementpigmente dieselbe ist, wie diejenige der Körperfarbstoffe von Raupe, Puppe und Schmetterling, sondern da auch die Zusätze oxidierender und reduzierender Mittel dieselben Veränderungen bei dem Exkrementfarbstoff hervorruft, die sich bei Reduktion und Oxydation der Körperpigmente ergeben, so liegt es sehr nahe anzunehmen, dass wir es in den roten und gelben Vanessenfarbstoffen, einerlei, ob sie in der Haut, den Schuppen, dem Blut, dem Darm oder den Exkrementen enthalten sind, mit verschiedenen Oxydationsstufen eines und desselben Körpers zu thun haben. Dass dem wirklich so ist, lehrt das Ergebnis der chemischen Untersuchung.

Chemische Untersuchung.

Die Untersuchungen wurden an Lösungen, des Schuppen-, Darm- und Exkrementfarbstoffs von *Vanessa urticae* und *Vanessa io* ausgeführt. Um die Farbstofflösungen möglichst rein zu erhalten, um namentlich eine Verunreinigung derselben durch harnsaure Salze zu verhüten, wurden die gefärbten Gewebe oder Exkremente bezw. das Abdampfungsprodukt ihrer wässerigen Lösung durch kaltes, destilliertes Wasser ausgezogen. Die so erhaltene sauer reagierende Lösung wurde durch Alkohol gefällt und das Fällungsprodukt abermals in Wasser aufgenommen. Dieser zweimal bezw. dreimal durch Wasser gelöste Farbstoff wurde in Lösung oder in Substanz (nach der Fällung durch Alkohol) zu den Experimenten verwendet.

Das in der angegebenen Weise extrahierte Pigment gab weder Murexidreaktion, noch konnte ich die Bildung von Harnsäurekrystallen beobachten, wenn der Farbstofflösung Salzsäure zugesetzt wurde. Neben den Versuchen mit gereinigtem Farbstoff machte ich auch zur Kontrolle solche mit frischen nicht ausgefällten Lösungen und fand dabei, dass die Ergebnisse der wesentlichsten Reaktionen in beiden Fällen dieselben waren. Außerdem ergab es sich, dass sowohl die Pigmente in den verschiedenen Organen, selbst wenn sie sich in ihrer Farbe unterschieden, wie auch die Farbstoffe bei *Vanessa urticae* und *Vanessa io* in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmten.

Das optische Verhalten der Krystalle der roten Farbstoffe.

Es ist im vorhergehenden bereits erörtert worden, dass der rote Farbstoff der Vanessen in sehr verschieden nuancierten Modifikationen aufzutreten pflegt, die durch zahlreiche Uebergänge vom dunkeln Violettrot bis zum blassen Gelbgrün überführen. Einerseits werden diese verschiedenen Farbentöne durch verschiedene Konzentration der färbenden Substanz bedingt, andererseits, wie wir aus dem Folgenden ersehen, durch verschiedene Grade der Oxydation einer allen diesen Pigmenten zu Grunde liegenden gleichartigen Muttersubstanz.

Die roten Farbstoffkrystalle haben die Eigentümlichkeit, ähnlich wie die Krystalle des Blutfarbstoffs bei auffallendem Licht anders gefärbt zu sein wie bei durchfallendem. Bei hoher Einstellung erscheinen sie unter dem Mikroskop gelbrot mit einem Stich ins grünliche, bei tiefer Einstellung sind sie blaurot. Es besteht also hier ein Dichroismus, der lebhaft an den der Hämoglobinkrystalle erinnert, die bei auffallendem Licht scharlachrot, bei durchfallendem bläulichrot erscheinen. Die Vanessenfarbstoffkrystalle sind außerdem doppelbrechend wie Hämoglobinkrystalle. Auch das spektroskopische Verhalten ist für die Krystalle des roten Farbstoffs charakteristisch. Das Absorptionsspektrum besteht, soviel sich mittelst des Spektralokulars erkennen lässt, aus einer Endabsorption des ultravioletten und violetten Endes des Spektrums, aus einem breiten Band im Blaugrün und bei dem dunkel-, karmin- oder violettrot gefärbten Kryställchen aus der Epidermis gekochter Raupen aus einem schmäleren Absorptionsstreifen bei *D*. Sämtliche Krystalle des Farbstoffs, die Plättchen, wie auch die feinen Nadeln, gehören dem klinorhombischen oder monoklinen System an.

Löslichkeit der roten Vanessenfarbstoffe.

Die roten und gelben Vanessenfarbstoffe sind sämtlich in heissem und kaltem Wasser löslich, sie werden außerdem durch konzentrierte Traubenzuckerlösung und auch durch Glyzerin mit roter bezw. rotgelber Farbe aufgenommen. Löslich ist der Farbstoff ferner in verdünnten Lösungen der Neutralsalze, nicht aber in konzentrierten. Auch durch konzentrierte Mineralsäuren kann das Vanessenpigment in Lösung übergeführt werden, deren Färbung sich mit dem Lösungsmittel ändert. Schwefelsäure löst z. B. mit purpurroter Farbe, die Lösung färbt sich nach dem Erhitzen schwarz und lässt nach einigem Stehen schwarze Flocken ausfallen. Salzsäure löst das Pigment mit rotgelber und konzentrierte Salpetersäure mit intensiv roter Farbe. Eisessig führt nur einen sehr kleinen Teil des Farbstoffs in Lösung über, die Lösung färbt sich rosa. Wird Chloroform

mit dem Fällungsprodukt des Darm-, Exkremente- oder Schuppenfarbstoffs geschüttelt, so färbt es sich sehr schnell lichtgelb, ein Zeichen, dass wenigstens ein Teil des Pigmentes chloroformlöslich ist. Absoluter Alkohol löst den roten Farbstoff gar nicht. Unlöslich ist er ferner in Aether, Schwefelkohlenstoff, Benzin, Benzol, Xylol, somit in allen Lösungsmitteln, von denen Lipochrome (Fettfarbstoffe, Carotine) leicht aufgenommen werden.

Farbenveränderungen der wässerigen Pigmentlösungen durch die Einwirkung des Lichtes sowie reduzierender und oxydierender Mittel.

Die Farbe der durch Wasser gelösten roten Schmetterlingspigmente schwankt in konzentrierten Lösungen zwischen rubinrot und bernsteingelb, in verdünnten Lösungen zwischen lichtem Rosa und blassem Gelb. Die rubinrote Lösung hat eine leicht blaue, die bernsteingelbe Lösung orangegelbe Fluorescenz.

Der frisch bereitete Kaltwasserauszug des vorher getrockneten Exkremente- oder Darmpigmentes ist stets leuchtend rubinrot, die frische Lösung des Schuppenfarbstoffs ist mehr gelbrot. Wird eine rubinrote Farbstofflösung bis auf 40° C. erwärmt, so verändert sie ihre Farbe plötzlich und wird gelb, nach dem Erkalten kehrt indessen der alte Farbenton wieder zurück. Ein ähnlicher Farbenwechsel tritt indessen auch ein, wenn ein ursprünglich rubinroter Farbstoffauszug einige Tage der Luft ausgesetzt war. Es bildet sich dann in dem die Säure enthaltenden Glase eine rosagefärbte untere und eine gelb gefärbte obere Schicht.

Durch oxydierende Mittel: Wasserstoffsuperoxyd, Ferricyankalium, Chlorwasser, wird die rubinrote oder bernsteingelbe Lösung zuerst in eine grünlichgelbe oder grünlichgraue verwandelt und schließlich ganz entfärbt. Reduzierende Mittel: Schwefelammonium, verleihen der roten Lösung ein glänzend orangegelbes Colorit; Stock's Reagens fällt aus der Farbstofflösung karmin-violettrot gefärbte Körnchen aus. Ganz ähnlich wie oxydierende Agentien wirkt auch der längere Einfluss des Lichtes auf Farbstofflösungen. Ich hatte eine sherrygelbe Lösung des Schuppenpigmentes von *Venessa urticae* dem Tageslicht ausgesetzt. Schon nach 10 Tagen hatte die Lösung eine grünlichgelbe Färbung angenommen und nach noch längerer Zeit war die Lösung graugrüngelb geworden, etwa wie die Farbe verdorrten Grases. Versuche, bei denen die Farbstofflösungen der Wirkung monochromatischen Lichtes ausgesetzt wurden, ergaben, dass bei dieser Farbenveränderung der Pigmentlösungen die blauen und grünen Strahlen des Sonnenlichtes wirksam sind. Die Lösungen, die unter roten und gelben Hülsen dem Sonnenlicht ausgesetzt worden waren, wurden nicht grünlichgelb, sondern waren sogar durch einen hervorstechend rötlichen Ton ausgezeichnet. Wir kommen also zu dem Schlusse,

dass sich die Farbstoffauszüge, wenn sie verschiedenfarbigem Licht ausgesetzt werden, so verändern, wie es die Wiener'sche Theorie der mechanischen Farbenanpassung verlangt. Wiener ist der Ansicht, dass die Körperfarben der Tiere in gewissem Maße die Eigenschaften solcher farbenempfänglicher Stoffe besitzen, wie sie für die farbenphotographischen Platten in Verwendung kommen. Die in den photographischen Platten enthaltenen lichtempfindlichen Stoffe haben die Fähigkeit, farbige Verbindungen zu liefern, welche mit der jeweiligen Beleuchtungsfarbe übereinstimmen. Die Erklärung für dieses Verhalten wurde darin gefunden, dass von allen entstehungsfähigen Farbstoffen nur der mit der Beleuchtungsfarbe übereinstimmende bestehen bleiben kann, weil er diese Farbe am besten zurückwirft, während die andern Farbstoffe, welche die Beleuchtungsfarben absorbieren, zersetzt und verändert werden.

Die Absorption unseres Vanessenfarbstoffs ist aber im Violett und Blaugrün am stärksten und es ist daher auch nicht zu verwundern, dass die blauen, grünen und violetten Beleuchtungsfarben die wirksamsten sind und die Farbe der Lösung beeinflussen.

Sehr eigentümlich sind die Veränderungen in der Färbung von Farbstoffauszügen, die erhöhter Temperatur (von 54°) ausgesezt werden. Zuerst färbte sich die sherrygelbe Pigmentlösung immer dunkler, die Lösung wurde rötlich, dann rotbraun und erinnerte in ihrem Farbenton lebhaft an die Veränderungen, die sich in der roten Grundfarbe von Schmetterlingen der *V. urticae* vollziehen, deren Puppen sich in erhöhter Temperatur oder in heissem Klima entwickelt haben. Uebersteigt indessen die Wärmewirkung ein gewisses Maximum, dauert dieselbe zu lang an, so verliert die Lösung ihre rotbraune Farbe wieder und wird grünlichgelb, wie die Auszüge sind, die dem Sonnenlicht ausgesetzt waren.

Die Farbenveränderungen, die durch Oxydation und Reduktion der Pigmentlösungen erhalten werden können, wurden bereits besprochen. Es sei noch erwähnt, dass einer reduzierten Lösung ihr ursprüngliches Kolorit wieder zurückgegeben werden kann, sobald wir ihr durch ein Oxydationsmittel neuen Sauerstoff zuführen. Eine rubinrote, durch Ammoniumsulfid hochgelb gefärbte Farbstofflösung wurde nach Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd, aber auch dann, wenn sie längere Zeit unverkorkt an der Luft gestanden hatte, wieder rot. Reduktion und Oxydation erfolgen bei frischen Lösungen des Darm- und Exkrementefarbstoffs sehr schnell, bei Schuppenfarbstoffauszügen langsamer, ein Zeichen, dass bei jenen der Sauerstoff lockerer gebunden wird, wie bei diesen. Sehr deutlich lassen sich die Produkte der Oxydation und der Reduktion an frischen pigmentierten Geweben darstellen. Setzen wir z. B. einem Stückchen von der frisch getöteten Raupe abpräparierten gelbrot gefärbten Epidermis einen Tropfen Ammoniumsulfid zu, so gehen

die gelbroten Granulationen zuerst in rubinrot, dann in karminrot, schließlich in dunkel violettrot über. Fügen wir darauf einige Tropfen Chlorwasser hinzu, so vollzieht sich dieselbe Farbenmetamorphose aber in umgekehrter Reihenfolge, die Granulationen werden karmin-rubin-gelbrot.

Es wurde auch schon erwähnt, dass die Farbstofflösungen, sobald sie einige Zeit der Luft ausgesetzt sind, oder wenn sie erwärmt werden, einen gelben oder gelbbraunen Ton annehmen. Die so veränderten Lösungen reagieren viel weniger leicht auf oxydierende bezw. reduzierende Mittel, ihre Färbung erscheint eine beständigere geworden zu sein. Diese Erscheinung erinnert uns lebhaft an das Verhalten des Blutfarbstoffs. Das mit respiratorischem Sauerstoff beladene Oxyhämoglobin geht unter der Einwirkung des Sauerstoffs der Luft, unter dem Einfluss oxydierender Mittel und wenn es in Gegenwart von viel Wasser erwärmt wird, in das viel beständigere, gelb oder gelbbraun gefärbte Methämoglobin über. Es könnte sich nun auch hier die Frage erheben, die für das Methämoglobin sehr verschieden beantwortet wurde: Besteht die Verwandlung des roten Vanessenpigmentes in gelbes Pigment in einer Sauerstoffaufnahme oder in einer Umlagerung des vorher lose gebundenen Sauerstoffes zu einer festen Verbindung? Für das Methämoglobin wird das letztere angenommen.

Endlich sei noch des Verhaltens Erwähnung gethan, das die Farbstofflösungen gegenüber verschiedenen Gasen, der Kohlensäure und dem Kohlenoxyd zeigen. Das charakteristische Verhalten des Blutfarbstoffs gegenüber diesen beiden Gasen veranlasste mich, mit Kohlensäure und Kohlenoxyd zuerst zu experimentieren. Beide Gase wurden je in eine Lösung des Exkremente-, Darm- und Schuppenfarbstoffs eingeleitet. Die Kohlensäure verwandelte die vorher klaren gelbroten Lösungen des Darm- und Exkrementefarbstoffs in kurzer Zeit in eine trübe, rosa gefärbte Flüssigkeit. Nach einiger Zeit bildete sich ein blaurot gefärbter Niederschlag, der auffallend an das Fällungsprodukt, welches durch Stock's Reagens aus der Farbstofflösung erzielt werden kann, erinnert. Die Kohlensäure hat also einmal die Fähigkeit, den Farbstoff aus seiner Lösung auszufällen, ihn aber auch gleichzeitig zu reduzieren, wahrscheinlich indem sie an die Stelle des verdrängten Sauerstoffs tritt. Sobald nämlich durch starkes Erhitzen der Flüssigkeit die Kohlensäure zum Entweichen gebracht wird, so wird der karminrote Bodensatz wieder wasserlöslich und zwar mit hochgelber Farbe, wie die durch Ammoniumsulfid reduzierten Pigmentlösungen. Bleibt das Fällungsprodukt der Kohlensäure längere Zeit unter Wasser stehen, so verliert es seine blaurote Farbe und wird braunrot. Eigentümlicherweise tritt in einer Lösung von

Schuppenfarbstoff keine Fällung durch Kohlensäure ein. Wurde statt Kohlensäure Kohlenoxydgas in die Pigmentlösungen eingeleitet, so war keine Reaktion zu beobachten. Das Vanessenpigment hat also wohl die Fähigkeit, mit der Kohlensäure eine Verbindung einzugehen, nicht aber mit dem Kohlenoxydgas wie der Blutfarbstoff.

Spektralanalytische Untersuchungen der Farbstofflösungen des roten Vanessenpigmentes.

Die rubinrot gefärbte Farbstofflösung des Exkremente- oder Darmfarbstoffes von *V. urticae* verhält sich im Spektroskop ganz ebenso wie die Darm- und Exkrementfarbstoffkrystalle. Mittelst des Spektrookulars von Zeiss können wir eine Absorption im Ultraviolett und Violett und ein sehr charakteristisches Absorptionsband im Blaugrün erkennen. Wird indessen das Spektrum der Farbstofflösung photographisch aufgenommen, so treten noch drei schmälere, wenig deutliche Absorptionsstreifen im Indigo und Violett auf. Die charakteristische Absorption im Blaugrün zwischen den Frauenhofer'schen Linien b und F ist auf der Platte ebenfalls sehr deutlich ausgeprägt. Auch wenn die rubinrote Pigmentlösung ihre Farbe durch Erwärmen verändert und sherrygelb wird, bleibt das Absorptionsbild ziemlich das gleiche, die Endabsorption und das Band im Blaugrün erscheinen etwas verbreitert.

Untersuchen wir dagegen eine Farbstofflösung, die aus vorher gereinigtem Farbstoff hergestellt wurde, so bleibt das Spektrum nicht dasselbe. Die Endabsorption wird größer, während gleichzeitig eine Verringerung der Absorption im Blaugrün zu verzeichnen ist. Nach derselben Richtung verändert sich das Spektrum von Exkrementfarbstofflösungen, die vorher durch Ammoniumsulfid reduziert worden sind. Die Endabsorption ist hier doppelt so lang wie bei normalen Lösungen, während das Absorptionsband im Blaugrün nur noch als leichter Schatten angedeutet ist. Nicht weniger charakteristisch ist das Spektrum der schwefelsauern Lösung des roten Vanessenpigmentes. Die purpurrote Lösung zeigt außer einer Endabsorption vier scharf begrenzte Absorptionsbänder, von denen 1—3 im Violett, Indigo und Blau, vier im Blaugrün liegen. Durch Zusatz von Ammoniak wird das Absorptionsband im Blaugrün erheblich schärfer begrenzt und gleichzeitig die diffuse Absorption vermindert. Durch Oxydation der Lösungen mittelst Wasserstoffsuperoxyds treten neben verstärkter Gesamptabsorption die vier in schwefelsaurer Lösung besonders charakteristischen Absorptionsbänder hervor, sonst aber wird keine Veränderung des Spektrums bewirkt.

In Bezug auf die spektralen Veränderungen, die durch Reduktion der Farbstofflösungen auftreten, verhält sich das rote Pigment der Vanessen ganz ähnlich wie andere respiratorische Pigmente.

Von den für die Farbstofflösungen charakteristischen Absorptionsmaxima im violetten Teil des Spektrums sind die beiden äußersten im Violett gelegenen Absorptionen der schwefelsauern Pigmentlösungen auch dem Spektrum von Rohchlorophyllauszügen eigen. Bei sehr verdünnten Rohchlorophyllauszügen tritt aber auch eine Absorption im Blaugrün auf, die an das charakteristische Absorptionsband der Vanessenpigmentlösungen erinnert. Von Wichtigkeit ist es ferner, dass zwischen dem Spektrum einer Cochenillelösung und demjenigen eines frischen Farbstoffauszuges keine wahrnehmbaren Verschiedenheiten bestehen und dass ferner die Lichtabsorption des Vanessenpigmentes und diejenige einer Urobilinlösung im Blaugrün vollkommen identisch ist.

Verhalten des roten Vanessenfarbstoffes gegen Fällungsmittel.

Der aus dem Darm und den Exkrementen der *Vanessa urticae* und *io* gewonnene rote Farbstoff lässt sich leicht durch die etwa 3—6 fache Menge 96 % Alkohols aus seiner wässerigen Lösung ausfällen. Um den Schuppenfarbstoff derselben Schmetterlinge niederzuschlagen, bedarf es höher konzentrierten Alkohols. Das alkoholische Fällungsprodukt des Exkremente- und Schuppenfarbstoffes erscheint als eine mehr gelbrote oder rotbraune, die des Darmfarbstoffes als eine oft gelbbraune, flockige Masse, die von der überstehenden Flüssigkeit getrennt einen geléeartigen Ueberzug bildet, der an der Luft erhärtet und meistens einen braunschwarzen Farbenton annimmt. Nur in dünner Schicht getrocknet, behält die Substanz die gelbrote Farbe bei, die sie im Alkohol angenommen hatte. Pulverisiert nimmt der trocken braunschwarze Farbstoff auch wieder gelbrote Farbe an. Das durch den Zusatz von Alkohol erhaltene Fällungsprodukt aus der Pigmentlösung bleibt wasserlöslich, auch wenn es längere Zeit, ja monatelang unter Alkohol gestanden hat, es verliert jedoch die Fähigkeit, sich in Wasser zu lösen, wenn es dem Fällungsprozess öfters unterworfen und jedesmal an der Luft getrocknet worden ist. Einen unlöslichen Rückstand erhalten wir aber auch dann, wenn wir die wässerige Lösung des Pigmentes auf dem Wasserbad abdampfen, die Farbe dieses Rückstandes ist weniger gelbrot wie graubraun.

Durch salzsauern Alkohol wird der Farbstoff aus seiner wässerigen Lösung nicht ausgefällt; er wird indessen sofort niedergeschlagen, wenn wir die Mischung durch Ammoniak neutralisieren. Versetzen wir das durch Alkohol erhaltene Fällungsprodukt

des Pigmentes mit salzsauerm Alkohol, so wird der Farbstoff vom Alkohol aufgenommen, der Niederschlag wird entfärbt. Es muss somit der rote Vanessenfarbstoff an einen Körper gebunden sein, von dem er unter gewissen Bedingungen (durch Salzsäure) getrennt werden kann. Dieses Verhalten erinnert an das des Blutfarbstoffes. Auch das Hämoglobin wird durch die Einwirkung sauern Alkohols in seine Komponenten, in Hämatin und Globin zerlegt, wobei ebenfalls die färbende Komponente das Hämatin in den Alkohol übergeht.

Ein anderes Fällungsmittel für den Farbstoff der Vanessen bilden die Mineralsäuren, wenn sie in kleiner Menge den Farbstofflösungen zugesetzt werden. Wichtig ist, dass der durch Salpetersäure erzielte Niederschlag in der Wärme löslich ist und in der Kälte wiederkehrt. Im Ueberschuss der Mineralsäuren wird der ausgefällte Farbstoff wieder aufgelöst. Phosphorwolframsäure färbt die Farbstofflösungen violett; der Niederschlag, den sie erzeugt, ist zuerst braunviolett, wird aber nach einiger Zeit schön gelbrot.

Essigsäure bewirkt ebenfalls einen roten Niederschlag, der sich, wenn er aus Exkrementfarbstoff besteht, im Ueberschuss der Säure nur schwer auflöst.

Die Lösungen der Neutralsalze (Chlornatrium, Ammoniumsulphat, Magnesiumsulphat) fällen alle drei Farbstoffe aus ihrer wässerigen Lösung allerdings nur dann, wenn die Salzlösungen stark konzentriert sind. Am leichtesten fällt Ammoniumsulphat.

Sehr voluminöse Niederschläge erhalten wir durch die Salze der schweren Metalle (basisch essigsaures Blei, Quecksilberchlorid, Kupfersulphat, salpetersaures Silber).

Bei Gegenwart von Chlornatrium ist der Farbstoff auch durch Tannin fällbar.

Mit Essigsäure und Ferrocyankalium entsteht ein Niederschlag, der zuerst rot gefärbt ist. Nach kurzer Zeit schwindet indessen die rote Farbe und macht einem intensiven Blau Platz.

Die Entstehung von löslichem Berlinerblau ist noch viel auffallender, wenn statt Essigsäure Salzsäure mit Ferrocyankaliumlösung angewandt wurde. In letzterem Fall färbt sich dann nicht nur der anfangs rotgelbe Niederschlag blau, sondern es enthält auch die überstehende Flüssigkeit die Farbe in Lösung; nach Zusatz von Essigsäure-Ferrocyankalium war die überstehende Flüssigkeit rotbraun gefärbt. Die charakteristische Reaktion mit Ferrocyankalium und Salzsäure bedingt die Anwesenheit eines Ferrisalzes im Farbstoffmolekül.

Auch der Zusatz von Natron- und Kalilauge und derjenige von Ammoniak bewirkt nach einiger Zeit die Fällung des Farbstoffes. Der Niederschlag durch diese Alkalien ist indessen nie rot, sondern stets missfarbig braungelb. Dass der Farbstoff der Exkremente und des Darmes auch durch Einleiten von Kohlensäure gefällt werden kann, ist schon erwähnt worden.

Der rote Vanessenfarbstoff besitzt demnach eine sehr ausgesprochene Fällbarkeit, und zwar verhält er sich in dieser Beziehung genau wie ein Eiweißkörper. Jedenfalls sind wir berechtigt, nach seinem Verhalten gegen die angewandten Reagentien ihm eine ausgesprochen kolloide Natur zuzuschreiben. Die Fällbarkeit des Pigmentes durch die sogenannten Alkaloidfällungsmittel (Phosphorwolframsäure, Ferrocyankaliumessigsäure, Tannin) lassen außerdem auf die Gegenwart von Amidosäuren schließen.

Die Unterschiede in der Fällbarkeit, die sich zwischen dem Exkremente- und Darmfarbstoff einerseits und dem Schuppenfarbstoff andererseits ergeben, weisen auf eine Aenderung in der Konstitution des Schuppenpigmentes hin, eine Aenderung, wie sie in ähnlicher Weise Eiweißkörper durch die Verdauung erfahren.

Die Farbenreaktionen des roten Vanessenpigmentes.

Reaktionen auf Eiweißkörper.

Die im vorhergehenden beschriebenen Reaktionen des roten Vanessenfarbstoffes, seine Löslichkeit, die Möglichkeit, denselben durch alle für die Fällung von Eiweißkörper charakteristischen Reagentien aus seinen Lösungen abzuscheiden, das chemische Verhalten der so erhaltenen Niederschläge, die leichte Zersetzbarkeit, der schnell in Fäulnis übergehenden, beim Schütteln Schaum bildenden klebrigen Lösung, dies alles hatte es mir nahe gelegt, das rote Pigment zu den Proteiden zu stellen. Das Ergebnis der für Eiweißkörper charakteristischen Farbenreaktionen bestätigten diese Vermutung.

Die Xanthoproteïne und die Millon'sche Reaktion ergaben bei allen drei Farbstofflösungen (der Schuppen, der Exkremente, des Darmes) ein positives Resultat. Ich erhielt, wie schon erwähnt, nach dem Zusatz von einigen Tropfen Salpetersäure zu einer verdünnten Pigmentlösung einen weißen Niederschlag, der sich beim Erhitzen auflöste, um beim Erkalten mit gelber Farbe wieder zu erscheinen. Auf Zusatz von Ammoniak wurde der Niederschlag rotgelb, auf Zusatz von Natronlauge dagegen braungelb. Am deutlichsten verlief die Reaktion in einer Lösung von Darmfarbstoff. Die rötlich-braungelb gefärbte Lösung schlug beim

Erhitzen mit einigen Tropfen Salpetersäure plötzlich in hellgelb um. Nach Zusatz von Natronlauge wurde die noch heiße hellgelbe Lösung momentan rotgelb und auch der Niederschlag, der sich nach dem Erkalten der Lösung bildete, war orangerot gefärbt.

Einige Tropfen Millon'sches Reagens bewirkt in sämtlichen Lösungen des Farbstoffes sofort einen flockigen, anfangs ungefärbten Niederschlag. Durch Erhitzen färbt sich die Lösung vorübergehend rosarot (ähnlich wie es bei Tyrosinlösungen gefunden wird). Nach längerem Erhitzen entfärbt sich die Lösung scheinbar wieder, gleichzeitig scheiden sich aber orangerot bis ziegelrot gefärbte Flocken ab, die nach dem Erkalten zu Boden sinken. Die Reaktion war dieselbe, ob nun Schuppen-Exkremente- oder Darmfarbstoff verwendet worden war.

Die Biuretreaktion verlief gegen mein Erwarten unbestimmt. Es entstand zwar bei Zusatz von wenigen Tropfen einer sehr stark verdünnten, schwach graublauen Kupfersulphatlösung in den Lösungen des Schuppen-, Darm- und Exkrementfarbstoffes sofort ein braungelber Niederschlag, auf Zusatz von einigen Tropfen Ammoniak erhielten indessen die Proben statt einer blauen (Albuminate) oder rotvioletten (Albumosen, Peptone) Färbung einen ausgesprochen grünblauen Ton. Durch Zusatz von Kali oder Natronlauge bekamen die Lösungen einen Stich ins Violette. Wahrscheinlich wirkt die Eigenfarbe der Pigmentlösung und noch mehr ihr Zuckergehalt störend auf die Reaktionsfarbe ein. Nach dem Ausfall der Biuretreaktion muss es noch als zweifelhaft betrachtet werden, ob das Farbstoffmolekül eine biuretähnliche Gruppe enthält, während das Gelingen der Xanthoproteïnreaktion die Gegenwart von aromatischen Komplexen mit größter Bestimmtheit anzeigt.

Nach Adamkiewicz tritt in einer Eiweißlösung, sobald dieselbe mit Schwefelsäure in Berührung gebracht wird, eine ganz charakteristische Farbenreaktion ein, es färbt sich die Eiweißlösung in rascher Aufeinanderfolge grün, gelb, orange, rot und schließlich violett.

Ein ähnliches Farbenspiel erhalten wir bei dem roten Vanessenpigment, auf den Zusatz von Schwefelsäure. Ueberschichten wir die Säure mit der Farbstofflösung, so bildet sich an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten ein roter Ring, dem ein violetter und ein weniger intensiv gefärbter blauer Ring folgte.

Die Prüfung des Vanessenfarbstoffes auf die bei der Verdauung von Eiweißkörpern gebildeten Pigmente: Proteïnochrom, Proteïnochromogen, Tryptophan mittelst Chlorwassers fiel negativ aus, d. h. Chlorwasser zu der Pigmentlösung hinzugefügt ergab keine violett, sondern eine hellgelb gefärbte Flüssigkeit.

Reaktionen auf Harn und Gallenpigmente.

Das charakteristische Absorptionsspektrum der roten Vanessenfarbstoffe, dessen Aehnlichkeit mit der Absorption des Hydrobilirubins oder Urobilins nicht zu verkennen ist, veranlasste mich, die Lösungen auch auf die Gegenwart von Harn- und Gallenfarbstoffen zu prüfen.

Eine alkoholische Lösung des Schuppenpigmentes von *Vanessa urticae* und *Vanessa io* zeigt auf Zusatz von Ammoniak schwache grüne Fluorescenz, die durch Chlorzink wesentlich verstärkt wird. Auch der Farbenwechsel und die Aenderung in der Lichtabsorption, die durch den Zusatz von Ammoniak entsteht, entspricht dem Verhalten einer Urobilinlösung.

Auf Gallenfarbstoff untersuchte ich vermittelst der Gmelin'schen Reaktion und vermittelst der von Huppert-Salkowski abgeänderten Gmelin'schen Reaktion. Zur Gmelin'schen Reaktion benützte ich namentlich Chloroformauszüge des Pigmentes, die lichtgelb gefärbt waren und auf Zusatz von konzentrierter Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthielt, an der Berührungsstelle der beiden Flüssigkeiten ein sehr schönes Farbenspiel gaben. Es bildete sich erst ein gelbgrüner, dann an derselben Stelle ein prachtvoll grüner Ring, der von einem nur kurze Zeit sichtbaren blauen Reif und einem beständigeren roten gefolgt wurde. Das Farbenspiel endigt mit einer allgemeinen Gelbfärbung der Flüssigkeit. In wässerigen Farbstoffauszügen ist das Farbenspiel weniger prächtig, am Schluss der Reaktion nimmt ebenfalls die ganze Flüssigkeit Gelbfärbung an. Die farbenprächtigste Reaktion habe ich entschieden mit der von Huppert-Salkowski abgeänderten Gmelin'schen Reaktion erzielt. Das Ergebnis dieser Reaktion lässt somit mit Sicherheit darauf schließen, dass in dem Farbstoff der Vanessen die Gegenwart eines dem Gallen- und Harnfarbstoff sehr nahestehenden Pigmentes angenommen werden muss.

Reaktion auf Karotine (Lipocyanin-Reaktion).

Wenn wir die Krystalle des roten Vanessenpigmentes mit konzentrierter Schwefelsäure behandeln, so verwandelt sich der Krystall in einen blau gefärbten Körper, bisweilen ebenfalls von deutlich krystallinischem Bau.

Dieselbe Reaktion zeichnet sämtliche Fettfarbstoffe, die Lipochrome oder Karotin genannten Substanzen aus.

Reaktionen auf Kohlehydrate im roten Vanessenpigment.

Die Lösungen des Vanessenpigmentes haben die Fähigkeit, sowohl alkalische Kupfersulphatlösungen (Fehling'sche Lösung),

wie auch alkalische Silbernitratlösungen zu reduzieren. Da außer den verschiedenen reduzierenden Zuckerarten auch Harnsäure, Schleim und Aldehyde eine ähnliche Wirkung auf alkalische Kupfer- und Silbersalzlösungen ausüben, so konnte nicht ohne weiteres auf die Gegenwart von Zucker geschlossen werden. Die Prüfung mittelst des Saccharimeters hatte keine messbare Drehung der Polarisationsebene durch den Farbstoff ergeben. Dieses negative Resultat war aber insofern ohne Bedeutung, da bei Anwesenheit einer rechtsdrehenden Zuckerart die Drehung der Polarisationsebene durch die linksdrehende Eigenschaft des in der Lösung befindlichen Eiweißkörpers kompensiert sein konnte. Beweisend waren die Ergebnisse der Phenylhydrazinprobe, die ich mit den Lösungen des Exkremente-, Darm- und Schuppenfarbstoffes der beiden Falter anstellte. Von jeder Farbstoffsorte wurden zwei Proben verwendet, die eine frisch, die andere, nachdem sie drei Stunden lang auf dem Wasserbad mit 2% Salzsäure gekocht hatte. Es war ja nicht ausgeschlossen, dass der Farbstoff ein Kohlehydrat enthielt, das erst durch Inversion in Glycose gespalten wurde. In solchem Fall war zu erwarten, dass die invertierte Probe mehr Osazonkrystalle ergeben würde, wie die nicht invertierte.

Es zeigt sich indessen, dass beide Proben ziemlich gleichviel Osazonkrystalle ergaben, nachdem sie $1^1/_2$—2 Stunden mit zwei Teilen essigsauerm Natron und drei Teilen salzsauerm Phenylhydrazin auf dem Wasserbad gekocht hatten. Am schnellsten schieden sich die hellgelb gefärbten Krystalle ab, wenn der Verdampfungsrückstand des überstehenden Alkohols, der zur Fällung des Farbstoffes aus wässeriger Lösung verwendet worden war, zu dem Versuch genommen wurde. Am schwierigsten war es, Osazonkrystalle aus den Lösungen des Schuppenfarbstoffes zu gewinnen.

Da Quantitätsunterschiede in den aus nicht invertierten und aus invertierten Farbstofflösungen erhaltenen Osazonkrystallen nicht wahrzunehmen waren, so ist anzunehmen, dass es sich um die Gegenwart eines freien oder sehr lose gebundenen Zuckers im Farbstoff handelt, nicht um die eines Kohlehydrates, von dem der Zucker erst abgespalten werden muss. Die Thatsache ferner, dass der überstehende Alkohol die reduzierende Substanz auszieht, lässt ebenfalls darauf schließen, dass der fragliche Körper ein Zucker ist, da der Alkohol außer diesem kein Kohlehydrat in Lösung aufnimmt.

(Schluss folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Dezember 1903. № 24.

Zur Phylogenie der Elephantiden.

Von Dr. W. Salensky,
Akad. d. Wissensch. zu Petersburg.

In dem vorliegenden Aufsatze beabsichtige ich einige Tatsachen mitzuteilen, die zur Aufklärung der bis jetzt dunklen phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der Elephantiden resp. der Proboscidier beitragen können. In der Klasse der Säugetiere stellen die Elephantiden eine Gruppe dar, deren systematische Stellung und genetische Verwandtschaft mit den anderen Säugetierordnungen noch ein vollkommen unentschiedenes Problem ist. Deswegen scheint es mir, dass jede neue, auf Untersuchung eines bisher unbekannten Materials sich stützende wissenschaftliche Tatsache, welche ein Licht auf die geheimnisvolle phylogenetische Entwickelung der so interessanten und in den jüngsten geologischen Epochen eine so bedeutende Rolle spielenden Gruppe bringt, ein gewisses Interesse beanspruchen kann. Ich war in der letzten Zeit in stand gesetzt, ein Objekt zu untersuchen, welches für die Erkenntnis des Baues und der Lebensverhältnisse der ausgestorbenen Elephantiden einen besonderen Wert hat. Ich meine den vor anderthalb Jahren ausgegrabenen und in die Petersburger Akademie der Wissenschaften verbrachten Mammutkadaver, welcher am Ufer der Beresowka (eines Nebenflusses des Kolyma), ungefähr 800 Werst von Srednekolymsk entdeckt wurde.

Die Geschichte dieser Entdeckung, sowie das Reisebulletin der durch die Petersburger Akademie der Wissenschaften abgesandten, aus Herrn O. Herz und E. Pfitzenmeyer bestehenden Expedition ist bereits im Aufsatze von O. Herz[1]) dargestellt, deswegen will ich diesen Gegenstand nicht wieder berühren und verweise auf die eben citierte Schrift. Nur eine Bemerkung bin ich doch schuldig, nämlich dass die letzte Mammutexpedition unter allen im vorigen Jahrhundert angestellten Expeditionen als die glücklichste und erfolgreichste zu bezeichnen ist und dass die ausgezeichneten Resultate derselben nur der Energie und dem Eifer der beiden genannten Mitglieder der Expedition zu verdanken sind.

In der eben citierten Schrift von O. Herz sind alle Teile des Mammutkadavers aufgezählt, welche als Ausbeute der Expedition an die Akademie der Wissenschaften in Petersburg geliefert wurden. Mehrere von ihnen sind zum erstenmal der Wissenschaft zugänglich gemacht worden, so z. B. die Zunge, der vollkommen intakte Schwanz, der ganze Penis und der mit Nahrung gefüllte Magen, dessen Inhalt eine richtige Vorstellung von dem damaligen Zustand der Flora, sowie von den Lebensverhältnissen des Mammuts giebt.

Die Haut war teilweise (am Rücken und am Kopfe) von Raubtieren aufgefressen; doch ist der übrig gebliebene Teil, welcher dem Bauch, den Seiten des Körpers und den Extremitäten angehörte, in ausgezeichnetem Zustande angekommen, so dass es ohne Mühe sich ausstopfen ließ. Das ausgestopfte Exemplar vom Mammut ist jetzt im zoologischen Museum ausgestellt und bildet die schönste Zier des Museums. Von den übrigen Weichteilen sind die Muskeln im vollkommensten Zustande erhalten; beim Präparieren derselben ergab sich die Möglichkeit, nicht nur die großen Nervenstämme herauszupräparieren, sondern auch die Blutgefäße zu injizieren.

Die Petersburger Akademie der Wissenschaften hat das wertvolle Material zwischen ihre Mitglieder zur Bearbeitung verteilt. Ich bin zur Untersuchung des Skeletts aufgefordert worden. Diese Aufforderung hat mich veranlasst, neben der Untersuchung des neugekommenen Mammutskeletts auch das übrige im zoologischen Museum befindliche Material von Mammutskeletten näher zu studieren und als Vergleichsmaterial zu benutzen. Die Resultate meiner Untersuchungen sind bereits in einer besonderen, der Beschreibung der wissenschaftlichen Resultate der Mammutexpedition gewidmeten Veröffentlichung der Akademie erschienen[2]). Da dieses,

1) Herz, Berichte des Leiters der von der Kaiserl. Akad. d. Wiss. zur Ausgrabung eines Mammutkadavers aus der Kolyma-Beresowka ausgesandten Expedition 1002.

2) Osteolog. u. Odontograph. Untersuchungen an Mammuth und an Elephanten in: Wissensch. Ergebnisse der Expedition der Akad. d. Wiss. für die Ausgrabung des Mammutkadavers 1903 (Russisch).

in russischer Sprache geschriebene, Werk denjenigen, welche dieser Sprache nicht mächtig sind, schwer zugänglich ist, so will ich hier einige von mir gewonnene Resultate, und zwar diejenigen, welche für die Phylogenie der Elephanten am wichtigsten sind, kurz wiedergeben. Ich beschränke mich dabei auf einige Teile des Fußskeletts, namentlich auf die Carpalknochen und die Phalangen, da diese Teile des Skeletts bei der Beurteilung der Phylogenese der Ungulaten und Proboscidier die hervorragendste Rolle spielen.

1. Carpalknochen.

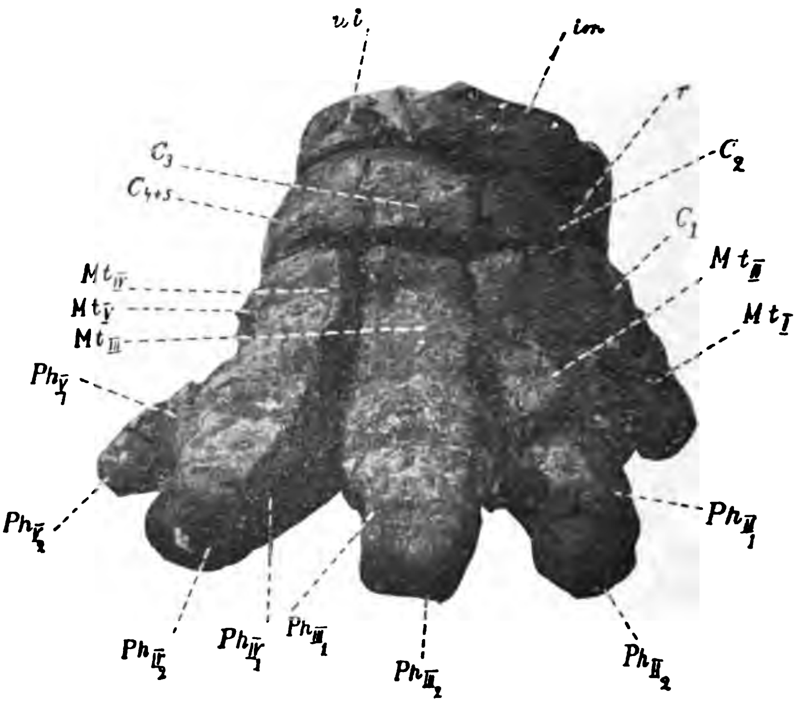
Bis in der letzten Zeit herrschte die Ansicht, dass die Proboscidier sich durch eine seriale Anordnung ihrer Carpalknochen auszeichnen. Diese Behauptung trifft man selbst in den neuesten Schriften, wie Zittel's Handbuch der Paläontologie[1]) und bei Cope[2]) an. Der letztgenannte Autor äußert sich darüber folgendermaßen: „The Proboscidea are Ungulata in which the second row of carpal bone has not moved inwards so as to alternate with the first.“ Indessen hat K. A. Weithoffer bereits im Jahre 1888 auf den Irrtum dieser Annahme hingewiesen und die Eigentümlichkeit der Anordnung der Carpalknochen bei Proboscidiern gezeigt. Aus den Untersuchungen von Weithoffer[3]) geht hervor, dass 1. die Carpalien der Elephantiden aserial angeordnet sind und 2., dass die Verschiebung der proximalen Carpalreihe bei ihnen sich in der Richtung nach innen, also derjenigen der Ungulaten entgegengesetzt vor sich geht. Das Intermedium übergreift das Carpale $_3$ und Carpale $_2$ und nicht das Carpale $_3$ und Carpale $_{4+5}$, wie es bei den Ungulaten der Fall ist. Weithoffer, welcher eine ziemlich umfangreiche Anzahl der Carpi von verschiedenen Proboscidiern (*El. meridionalis*, *Mastodon arverensis*, *El. primigenius*, *El. indicus* und *El. africanus*) untersucht hat, kommt zu dem Schluss, dass bei allen fossilen Proboscidiern eine meist bedeutende Ueberlagerung des Intermediums auf das Carpale $_2$ stattgefunden hat. Es ist dabei merkwürdig, dass nach den Untersuchungen desselben Forschers die aseriale Anordnung der Carpalknochen bei den Elephanten (*El. indicus* und *El. africanus*) bloß im Jugendzustand auftritt und dass der Carpus der erwachsenen Tiere (besonders des *El. indicus*) wiederum sich taxeopod verhält; diese Taxeopodie bezeichnet Weithoffer als sekundäre.

Meine an den vorderen Füßen des neu aufgefundenen Mammuts angestellten Untersuchungen haben mich zur vollständigen Be-

1) C. Zittel, Handbuch der Paläontologie, IV. Bd., 1891—93, S. 448.
2) Cope, „Proboscidea“ (Americ. Naturalist vol. XXIII, 1889, April, p. 191).
3) K. A. Weithoffer, Ueber den Carpus der Proboscidier. Morph. Jahrbuch, Bd. XIV, S. 507.

stätigung der Weithoffer'schen Schlüsse geführt. Die von Weithoffer entdeckte aseriale Anordnung beider Reihen Carpalknochen konnte ich nun nicht nur an den vereinzelten Knochen, sondern an den Totalpräparaten des Carpus, wie solche auf der beigefügten Fig. 1 dargestellt ist, nachweisen.

Fig. 1.



Skelett des rechten Vorderfußes des Mammuts von Beresowka von vorne (carpus, metacarpus u. phalanges digitorum) $^1/_{10}$.
r = Radiale; im = Intermedium; ul = Ulnare; C_1 = Carpale $_1$; C_2 = Carpale $_2$; C_3 = Carpale $_3$; C_{4+5} = Carpale $_{4+5}$; Mt_1—Mt_V = Metatarsale I—V; Ph_{II_1}—Ph_{V_1} = erste Phalangen des 2.—5. Finger; Ph_{II_2}—Ph_{V_2} = zweite Phalangen der 2.—5. Finger.

Das Verhalten einzelner Carpalknochen ist folgendes.

Das Radiale (r), welches die Form einer dreieckigen Pyramide besitzt, ist auf seiner Distalfläche mit zwei Facetten versehen, von denen die eine zur Artikulation mit dem Carpale $_1$ (C_1), die andere zur Artikulation mit dem Carpale $_2$ (C_2) dient. Die erste Facette ist größer als die zweite und das beweist, dass das Radiale nach innen verschoben ist.

Das Intermedium (im) stellt einen großen Knochen dar, dessen Distalfläche zur Artikulation mit Carpale $_2$ und Carpale $_3$

(C_2 und C_3) dient. Dieser Knochen überbrückt beinahe die ganze proximale Fläche des Carpale $_2$ und $^2/_3$ derjenigen des Carpale $_3$.

Das ulnare (*ul*) ruht auf zwei Knochen der distalen Reihe des Carpus, nämlich auf dem äußeren Drittel des Carpale $_3$ und auf der ganzen Proximalfläche der Carpale $_{4+5}$ (C_{4+5}).

Aus den eben erörterten Bauverhältnissen des Carpus beim Mammut und bei den übrigen Proboscidiern lässt sich der Schluss ziehen, dass die Proboscidier und die Ungulaten zwei divergente, aber wahrscheinlich aus denselben Urformen abgezweigte Stämme darstellen. Weithoffer versucht die Unterschiede in der Verschiebungsrichtung der beiden Reihen der Carpalknochen bei den Ungulaten im Vergleich mit denjenigen der Proboscidier durch die verschiedene Größenentwickelung der Ulna und des Radius zu erklären. Das Prävalieren des Radius bei den Ungulaten führt zur Verschiebung der proximalen Reihe der Carpalknochen nach außen; das Prävalieren der Ulna bedingt die Verschiebung der genannten Knochen nach innen. Daraus folgt, dass bei der gleichen Größenentwickelung beider Knochen des Antibrachiums man auch eine seriale, resp. taxeopode Anordnung der Carpalknochen erwarten sollte. Weiter folgt hieraus, dass die Vorfahren der beiden divergierenden Stämme: der Ungulaten einerseits und der Proboscidier andererseits, taxeopod sein müssen. Denn nur von einer solchen indifferenten Form könnte die Divergenz nach beiden Richtungen geschehen. In welcher Tiergruppe müssen wir diese Vorfahrenform suchen?

Ich glaube, man hat in den Condylarthren, einer mannigfaltigen und höchst merkwürdigen Gruppe ausgestorbener Säugetiere, in welcher man die Stammformen der Ungulaten mit großer Wahrscheinlichkeit zu finden glaubt, auch die Stammformen der Proboscidier zu suchen. Unter den Repräsentanten der Condylarthren trifft man sowohl Tiere mit vollkommen gleich entwickelten Ulna und Radius, aber auch Tiere, bei denen die Ulna resp. der Radius prävalierte. Beim *Hyracops*, aus der Familie der Meniscotheriden, waren die beiden Knochen des Antibrachiums vollkommen gleich[1]). In der Gruppe der Phenacodiden trifft man schon Bauverhältnisse des Antebrachiums, die denjenigen der Proboscidier vollkommen ähnlich sind. Cope[2]) äußert sich bei der Beschreibung der Ulna und des Radius beim *Phenacodus primaevus* folgendermaßen: „The *Phenacodus primaevus* displays its primitive and Proboscidian character in the relations of bones of cubitus.“ Hätte *Phenacodus* einen den Proboscidiern gleich gebauten Carpus gehabt, so könnte

1) Marsh, A new order of extinct Eocen Mammals (Mesodactyla). Americ. Journal Vol. XLIII, 1892 (citiert nach Zittel).

2) Cope, The Vertebrata of the tertiary Formation of the West. Rep. of U. S. geol. Survey of Territ. 1884, Vol. III, p. 149.

man ihn ohne weiteres als Vorfahren der Proboscidier betrachten. Weithoffer findet jedoch bedeutende Hindernisse für eine solche Annahme und sieht eben in dem Uebergreifen des Intermediums auf das Carpale $_{4+5}$ ein Beginnen des Zustandes, den man das „amblypode" Stadium der Carpusentwickelung bei den Huftieren nennen könnte. Leider kann ich keine neuen Thatsachen als Beweis für die Verwandtschaft der Proboscidier mit den Phenacodien anführen, doch scheint mir das Prävalieren der Ulna über den Radius ein so wichtiger Beweis dafür zu sein, dass ich dem Uebergreifen des Indermediums auf das Carpale $_{4+5}$ einen viel geringeren Wert zu geben geneigt bin, als es von Seiten Weithoffer's geschehen. Ich gehe bei meiner Ueberlegung von den Prinzipien aus, die Weithoffer selbst in so scharfsinniger Weise zur Erklärung des Unterschiedes zwischen dem Carpus der Proboscidier und der Ungulaten entwickelt hat. Das Entstehen des Proboscidiertypus des Carpus hat Weithoffer durch das Prävalieren der Ulna über den Radius erklärt; wir können auch vice versa bei der stärkeren Entwickelung der Ulna über den Radius entweder den Proboscidiercarpus oder wenigstens den Taxeopodentypus des Carpus — das letzte in dem Falle, wenn die Veränderung des Carpus nicht gleichzeitig mit der Verdeckung der Ulna vor sich geht —, erwarten. Die Facette des Intermediums für das Carpale $_{4+5}$ beim *Phenacodus primaevus* ist von Cope selbst als „narrow claviform, narrowing posteriorly" bezeichnet; aus diesem Worte folgt, dass sie unbedeutend sein muss und dass das Intermedium auf das Carpale $_{4+5}$ nicht stark übergreift. Es ist deswegen sehr wahrscheinlich, dass der Carpus des *Phenacodus primaevus* jedenfalls mehr zum taxeopoden als zum amblypoden Typus zugerechnet werden muss und dass von allen bekannten fossilen Formen *Phenacodus* den Proboscidiern am nächsten steht.

2. Phalangen.

Die gegenwärtig lebenden Elephantenarten (*E. indicus* und *E. africanus*) besitzen bekanntlich eine vollständige Zahl der Finger. Jeder Finger, mit Ausnahme des Daumens und des Hallux besteht aus 3 Phalangen, von denen jedesmal die proximale größer ist als die mittlere; die distalen Phalangen erscheinen in Form von kleinen, rhombischen Knöchelchen, welche in der Mitte bedeutend verdickt, an den Rändern abgeplattet sind. Der Daumen und Hallux sind stark reduziert und nur durch je eine einzige Phalange repräsentiert.

Die Untersuchungen von Leith Adams[1]) an den fossilen Elephanten haben gezeigt, dass die von ihm untersuchten Spezies in

1) Leith Adams, The maltese fossil elephant (Trans. of Zool. Soc. IX, 1871 p. 90, fig. 8.

der Zahl der Finger und der Phalangen mit den gegenwärtig lebenden Elephanten übereinstimmen. So hat er beim maltesischen Elephanten (*E. melitensis*) die Knochen beschrieben, die er für Phalangen des Daumens hält. In Bezug auf das Mammut sagt er[1]) folgendes: „The phalanges of the first, second and fifth digits show apparently several differences in the recent species, more especially the proximal and distal elements, as recorded elsewhere and as I have enabled then with similar bones of the Mammut they show closer affinities with the Asiatic than with the African elephants.“ Leith Adams giebt keine Abbildungen von der Phalange des Daumens.

Die Füße des neu gefundenen Mammutkadavers gelangten in vollständig intaktem Zustande zur Untersuchung. Sie waren noch mit der Haut überzogen; ihre Weichteile befanden sich in einem so vortrefflichen Zustande, dass man im stande war, nicht nur die Muskeln, sondern auch die großen Nervenstämme zu präparieren und selbst die Blutgefäße zu injizieren. Ein so ausgezeichneter Erhaltungszustand bot eine vollständige Garantie dafür dar, dass keiner von den in ihnen eingeschlossenen Knochen verloren gegangen war und dass man alle Knochen der Extremitäten in situ studieren könnte.

Als ich die Untersuchung des herauspräparierten Skelettes unternahm, war ich außerordentlich erstaunt, die Phalangen in sehr stark reduziertem Zustande zu finden. Die Phalange des Daumens fehlte bei unserem Mammut vollständig. Das ganze Daumensegment im vorderen Fuße wurde nur durch den ersten Metatarsus dargestellt. An allen übrigen Fingern der vorderen Extremität, ausgenommen des dritten, waren nur zwei Phalangen vorhanden. Die distale Phalange fehlte am zweiten, vierten und fünften Finger und war nur im dritten Finger vorhanden, wo sie ein kleines, die charakteristische Gestalt behaltendes Knöchelchen darstellt.

Die Phalangen der Hinterfüße sind denjenigen des Vorderfußes vollkommen ähnlich gebaut, nur zeichnen sie sich von den letzteren durch etwas kleinere Dimensionen aus. Die Phalange des Hallux ist ebenfalls abwesend; die distale Phalange des dritten Fingers ist viel unbedeutender als die entsprechende des Vorderfußes.

Als ich mich vom Fehlen des ersten Fingers bei dem neugefundenen Mammuth überzeugte, glaubte ich zuerst diesen sonderbaren Befund durch den jugendlichen Zustand des Mammuths erklären zu können. In gewisser Beziehung ist diese Vermutung durch meine weitere Untersuchung anderer Mammutfüße bestätigt; es wurde aber dabei erwiesen, dass, obwohl bei den älteren Exem-

1) Derselbe, Monograph of the british fossil elephants, p. 163.

plaren die Phalangen nicht so stark reduziert sind als bei diesem jüngeren, dennoch auch bei ihnen die Reduktion ziemlich scharf hervortritt.

Das zoologische Museum der Akademie der Wissenschaften in Petersburg besitzt noch einige Mammutfüße von verschieden alten Exemplaren, die ich zur Kontrole meiner Vermutung über die Abhängigkeit der Reduktion der Phalangen von dem Alter der Tiere verwenden konnte. Außer den eben beschriebenen Füßen von dem Mammuth von Beresowka besitzen wir noch fünf mit Haut überzogene Mammutfüße: zwei rechtseitige Füße (rechten Vorder- und Hinterfuß) des ältesten, noch von dem Akademiker Adams im Jahre 1808 aus dem Ufer der Lena ausgegrabenen berühmten Kadavers, welcher bis in die letzte Zeit als Modell für die in Schriften und Handbüchern publizierten Abbildungen des Mammuts diente; dann ist ein rechtseitiger Vorderfuß vorhanden, welcher von Dr. A. Bunge aus seiner Expedition nach den neusibirischen Inseln mitgebracht wurde; schließlich noch zwei rechtseitige (Vorder- und Hinterfuß) von der Expedition von Baron v. Maydel stammende Füße eines alten oder wenigstens vollkommen erwachsenen Mammuts, die für unsere Frage den größten Wert besitzen. Der Adams'sche Mammut war ebenfalls viel älter als der neugefundene, doch fehlt in dem Vorderfuß derselben das erste Metacarpale; dasselbe fehlt auch im Vorderfuße des Maydel'schen Mammuths, welches in mehreren Beziehungen ein sehr interessantes Objekt darstellt.

Der Vorderfuß des Bunge'schen Mammuts besitzt sehr gut erhaltene Metacarpalien und Phalangen, gehört aber einem Individuum, welches noch etwas jünger als das Mammut vom Ufer der Beresowka war.

Der Hinterfuß des erwachsenen v. Maydel'schen Mammut ist vollkommen gut erhalten und stellt ein vortreffliches Objekt für die Untersuchung der Phalangen dar.

Der Bau des Vorderfußes des jungen Bunge'schen Mammuth ist demjenigen des Mammuts von Beresowka vollkommen gleich. Bei ihm konnte ich ebenfalls keine Spur der Phalange des Daumens nachweisen. Die übrigen Phalangen, deren Zahl demjenigen des Mammuts von Beresowka gleich ist, zeichnen sich von den letzteren durch ihre geringere Größe aus.

Der Vorderfuß des älteren, als das Bunge'sche Mammut, des v. Maydel'schen, ist, ungeachtet des Fehlens der Metacarpale I, in mehreren Beziehungen sehr interessant und wichtig. Seine mittleren Finger (zweiter bis vierter) besitzen eine komplette Zahl der Phalangen. Die distalen Phalangen des zweiten, dritten und vierten Fingers sind nicht gleich entwickelt. Diejenigen des dritten und des vierten Fingers sind größer als die des zweiten. Sie stellen

breite, aber kurze, in der Mitte verdickte und nach den Rändern zugespitzte Knochenplatten dar, die von der Haut eingeschlossen sind. Die kleinere dritte Phalange des zweiten Fingers tritt in Form einer dünnen Platte auf. Der fünfte Finger entbehrt vollständig die dritte Phalange.

Der Hinterfuß des v. Maydel'schen Mammuts ist bedeutend mehr reduziert als der Vorderfuß. Die beiden Füße gehören wahrscheinlich einem und demselben Individuum. Das Metatarsale I ist ebensowenig entwickelt wie im Mammut von Beresowka. Alle Finger, ausgenommen des mittleren, sind mit nur zwei Phalangen versehen. Die dritte Phalange trifft man am mittleren Finger, wo sie jedoch viel weniger als an dem entsprechenden Finger des Vorderfußes entwickelt ist. Die Zahl der Phalangen in diesem Fuße ist denjenigen der Füße vom Mammut von Beresowka vollkommen gleich, obwohl das letzte viel jünger als das erste ist.

Der Uebersichtlichkeit wegen will ich die eben erörterten Bauverhältnisse des Fußskeletts bei allen aufgezählten Mammutfüßen in der folgenden Tabelle darstellen, welche die Phalangenzahl der vorderen und der hinteren Füße der verschiedenen eben genannten Mammute darstellt.

	Vorderfuß					Hinterfuß				
Nummern der Finger	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Mammut von Beresowka . . .	fehlt	2	3	2	2	fehlt	2	3	2	2
Bunge'sche Mammut	fehlt	2	3	2	2					
v. Maydel'sche Mammut . . .	fehlt	3	3	3	2	fehlt	2	3	2	2

Diese Tabelle liefert uns den Beweis, dass die Entwickelung der dritten Phalange an allen Fingern der Vorderfüße, wo dieselben beim Mammut überhaupt vorhanden sind, sehr spät vor sich geht. Daher kann man die Vermutung aussprechen, dass auch bei den jüngsten Mammut (bei dem Mammut von Beresowka und dem Bunge'schen) die dritten Phalangen des zweiten und des vierten Fingers bereits knorpelig angelegt, aber noch nicht zur Ossifikation gelangt sind. Deswegen, wahrscheinlich, konnte ich dieselbe nicht finden.

Wollen wir aus den mitgeteilten Beobachtungen Schlüsse ziehen, so können wir zunächst folgende Sätze aufstellen:

1. Die Zahl der Finger beim Mammut ist im Vergleich mit der Zahl bei den gegenwärtig lebenden Elephanten reduziert. Die Füße

des Mammuts waren tetradaktyl, während diejenigen der Elephanten pentadaktyl sind. Beim Mammut fehlen namentlich der Daumen und der Hallux vollständig.

2. Die Reduktion der Phalangen beim Mammut äußert sich in der beschränkten Zahl der dritten Phalangen, welche an den Vorderfüßen am zweiten, dritten und vierten Finger, an den Hinterfüßen nur am dritten Finger vorhanden sind.

3. Aus dem zweiten Satz geht hervor, dass die Hinterfüße bedeutend mehr reduziert sind als die Vorderfüße.

Dieser letzte Satz hat eine besondere morphologische Bedeutung und bedarf deswegen einer näheren Besprechung. Die stärkere Reduktion der Phalangen in den hinteren Füßen weist namentlich darauf hin, dass die Reduktionserscheinungen in den Füßen beim Mammut demselben Gesetz folgen, welches überhaupt bei der Reduktion der Zahl der Finger bei den Säugetieren und hauptsächlich bei der Verwandlung der pentadaktylen Füße in die tetra-, tri-, bi- und monodaktyle Form der Ungulaten herrscht. Aus den vergleichend-anatomischen, sowie aus den paläontologischen Thatsachen geht hervor, dass die Reduktion der Phalangenzahl immer an den Hinterfüßen früher beginnt und schneller fortschreitet als an den Vorderfüßen. Beim Tapir sind die Vorderfüße vierzehig, während in den Hinterfüßen die Zahl der Finger bis drei herabgesetzt ist. Den besten Beweis für eine solche Gesetzmäßigkeit in der Reduktion der Finger bietet die paläontologische Entwickelungsgeschichte des Pferdes dar. Der eocäne Orohippus besaß den tetradaktylen Vorderfuß, während seine Hinterfüße bereits eine tridaktyle Form angenommen haben. Bei dem miocänen Mesohippus erkennt man in den Vorderfüßen, außerhalb der wohlentwickelten drei Finger, noch das Metacarpale des fünften Fingers, welches auch bei dem später auftretenden Miohippus erhalten ist. Die Hinterfüße der beiden letztgenannten Vorfahren der Equiden waren nur mit drei Fingern versehen. Erst in dem später auftretenden Protohippus ist die Zahl der Finger in allen vier Extremitäten ausgeglichen und die weitere Umwandlung der Finger schreitet von nun ab in allen Füßen gleichmäßig weiter vor.

Diese Vergleiche können den Beweis liefern, dass die Reduktion der Phalangen und der Finger beim Mammut nicht etwas Zufälliges oder Individuelles darstellt, sondern dass sie vollkommen gesetzmäßigen Regeln folgt. Sie zeigt namentlich, dass das Mammut, welcher den jüngsten Vorsprung der reichen Art der vorweltlichen Elephantiden darstellte, in Umbildung begriffen war und in diesem Umbildungszustande ausgestorben ist. Wären die Existenzbedingungen zum weiteren Gedeihen dieses interessanten Tieres günstiger gewesen, so würde es vielleicht eine Nachkommenschaft gegeben haben, die in demselben Verhältnis zur pentadaktylen

Vorfahrenform gestanden haben würde, wie etwa die Artio- resp. Perissodaktylen zu ihren pentadaktylen Vorfahrenformen.

Es tritt endlich die Frage hervor: wie verhält sich phylogenetisch das ausgestorbene Mammut zu den gegenwärtig lebenden Elephantenarten? Aus dem, was wir vom Bau der Füße des Mammuts und der Elephanten kennen gelernt haben, können wir natürlich antworten, dass das Mammut keinesfalls als Vorfahre einer der beiden Elephantenspezies gelten kann, da die letzten den pentadaktylen Fuß besitzen, der erste in der regressiven Richtung seiner Füße weiter fortgeschritten ist. Man kann sich nicht gut vorstellen, wie die pentadaktylen Proboscidierformen, wie die Elephanten es sind, aus einer in Umbildung begriffenen Form hätte entstehen können. Die beiden genannten Elephantenspezies haben wahrscheinlich von irgend einer anderen Art der fossilen Elephantiden ihren Ursprung genommen, mit dem Mammuth stehen sie phylogenetisch in keiner Beziehung.

Ueber die Wanderungen verschiedener Bartenwale.

Von Prof. Dr. Gustav Guldberg, Christiania.

Einleitung.

Die Waltiere sind bekanntlich in allen Weltmeeren unseres Erdballes verbreitet und wir wissen, dass sie in der Regel die Fähigkeit besitzen, mit großer Leichtigkeit größere Entfernungen durchlaufen zu können. Betrachten wir einerseits die kleineren Cetaceenarten, so hat man ja oft genug gesehen, mit welcher Schnelligkeit die Delphine vor dem Vordersteven der eilenden Ozeandampfer spielen. Andererseits kann man ja an den Fangplätzen für die großen nutzbaren Walarten oft beobachten, wie schnell und mit welcher Kraft ein angeschossener großer Wal das Schiff noch zu ziehen vermag, ob er auch schwer verwundet ist, oder wie geschwind ein vorbeieilender Finwal in der Ferne sich dem Blicke entzieht. Ueberhaupt zweifelt wohl niemand mehr, der die Gelegenheit, verschiedene Cetaceen frei im Leben zu beobachten, gehabt hat, dass diese fischähnlichen Wassersäugetiere, wenn auch im verschiedenen Grade, die Fähigkeit besitzen, ohne Schwierigkeit erhebliche Distanzen in den Meeren zurücklegen zu können. Es folgt daraus als natürliche Konsequenz, dass solche freibewegliche Tiere auch Wanderungen machen können, d. h. in einer Jahreszeit in einem geographischen Area des Meeres sich aufhalten, um dann in einer anderen Jahreszeit einen anderen Aufenthaltsort zu suchen. Wir finden ja eine solche Lebensweise bei vielen Pinnipediern, und suchen wir Beispiele bei anderen Tierklassen des Ozeans, so wandern ja bekanntlich viele Arten von unseren Nutz-

fischen. Solche Wanderungen sind ja in der That für mehrere Walspezies beobachtet worden, wie auch verschiedene Forscher die Wanderung sogar als eine gewöhnliche Cetaceeneigenschaft angesehen haben. Indessen giebt es ja auch mehr stationäre Cetaceenarten, wenn man „stationär“ cum grano salis versteht. Die wandernde Lebensweise der Cetaceen verdient doch, wie auch die Ursache der eventuellen Wanderungen, genauer studiert zu werden.

Aus Analogien mit anderen wandernden Tieren wie mit den Fischen, den Zugvögeln, können wir a priori als die großen Grundursachen der Wanderungen das „Nahrungsbedürfnis“ und den „Fortpflanzungstrieb“ aufstellen[1]). Wie wir später sehen werden, spielen diese Faktoren auch für die wandernden Waltiere eine Hauptrolle. Ob die „Temperaturveränderungen“ des Wassers oder die bei den Zugvögeln existierende „Heimatsliebe“ auch bei unseren Wassersäugetieren Bedeutung haben, davon können wir zur Zeit nichts sagen.

Indem wir hier die Wanderungen und damit in Verbindung stehende Verbreitung verschiedener Wale besprechen wollen, müssen mehr oder weniger bekannte Thatsachen aus verschiedenen litterarischen Quellen wiederholt werden. Ich darf dann die Bemerkung vorausschicken, dass die litterarische Zusammenstellung wegen beschränkten Zuganges der Speziallitteratur nicht vollständig ist; ferner sind auch viele Angaben über das Auftreten der verschiedenen Walspezies an bestimmten Orten für unseren Zweck weniger brauchbar, weil die Jahreszeit (Monat oder Datum) nicht bemerkt ist.

An die allgemeine Betrachtung der Cetaceenwanderung knüpft sich auch die Frage, ob die Cetaceen „Hochseetiere“ oder Küstentiere“ sind. Van Höffen hat darüber verschiedenes auseinandergesetzt, das sehr bemerkenswert ist. Er hebt hervor, dass die meisten Notizen über die Beobachtung von Waltieren aus den verschiedenen Reisebeschreibungen und wissenschaftlichen Expeditionen zeigen, dass die Waltiere in der Nähe der Küsten oder auf den Meeresgründen fast immer, auf der Hochsee aber sehr selten gesehen worden sind. Die Erklärung liegt freilich ganz nahe: sie finden dort reichlichere Nahrung. Van Höffen führt weiter an: „Seit der Planktonexpedition weiß man, dass der offene Ozean im Verhältnis zu den Küsten recht arm an tierischer und pflanzlicher Nahrung ist. Das pelagische Material wird durch Strömungen den Küsten zugeführt, dort aufgestaut und durch Ufertiere und ihre Larven vermehrt. So entstehen in der Nähe der Küsten Tierschwärme, welche Fische und Cephalopoden in größerer Zahl

1) G. Guldberg, Vortrag vom 8. August 1902 und d. 25. Sept. 1903 in d. Gesellsch. d. Wiss. in Christiania.

anlocken und ihnen Weidegründe für die Waltiere bilden. Wo solche Tierschwärme durch Wind und Strömung von der Küste fortgeführt werden, werden ihnen auch die Wale eine Zeit lang folgen."

Wenn man die Bezeichnung „Küstentier" mit nicht zu enger Begrenzung versteht, stimme ich dieser Betrachtung ganz bei; denn das Suchen der Nahrung und die Art der Nahrung diktiert ohne Zweifel in erster Linie den Aufenthaltsort der leicht beweglichen Geschöpfe, daher der vorzugsweise Aufenthalt an den Küsten oder an den Walgründen, wo die Nahrung reichlicher ist. Die Walgründe oder Banken können indessen mehrere hundert Quadratmeilen umspannen, z. B. Kodiac ground im Stillen Ozean. Doch giebt es ja auch mehr pelagische Formen, wie z. B. der Pottwal. Lebt nun eine Walart von ganz bestimmten Kleinorganismen, so wird auch die Wanderung der betreffenden Walspezies von der Ausbreitung und Hin- und Herströmung dieser Organismen oder von der Jahreszeit des Auftretens seiner Nahrung abhängig. Dadurch werden auch die Meeresströmungen sekundär einen Einfluss auf die Wanderungen und auf das Auftreten der Wale an gewissen Küstengebieten ausüben können.

Andererseits wirkt auch der Fortpflanzungstrieb auf die Wanderungen bestimmend. Die trächtigen weiblichen Tiere suchen ja ruhiges und seichtes Wasser, erstens um zu gebären und zweitens für den ersten Aufenthalt des Neugeborenen; die Begattung ist auch am meisten während schönem und ruhigem Wetter beobachtet worden; doch haben wir leider darüber sehr unvollkommene Beobachtungen.

I. Die Glattwale oder *Balaenidae.*

Von der Familie der Glattwale, *Balaenidae,* J. E. Gray, die weder Rückenfinne noch Bauchfurchen besitzen, aber mit breiten Brustflossen und sehr großem Kopfe und langen, schmalen Barten versehen sind, werden wir erstens den Polar- oder Grönlandswal betrachten (*Balaena mysticetus* L. 1761 und der meisten Autoren; baleine franche, La Cepède; baleine de Groënland, Cuvier; *B. mysticetus arctica*, H. Schlegel; Bowhead der Amerikaner).

Der Polarwal, charakterisiert durch seinen gedrungenen plumpen Bau, der Kopf $^1/_3$ der Körperlänge, den Oberkiefer stärker gebogen als bei den übrigen Balaeniden, überall schwarz gefärbt, nur die Unterseite des Kopfes gelblichweiß, mit schwarzen, sehr langen (bis über 3 m lang) und sehr wertvollen Barten, bewohnt nur das Polarmeer der nördlichen Halbkugel.

Nach älteren und neueren Untersuchungen macht der Polarwal regelmäßige Wanderungen nach der Jahreszeit. Im Sommer hält er sich in den nördlichsten Gewässern auf, z. B. in den nörd-

lichsten Teilen der Baffinsbucht, 75°—78° n. Br., und beim Annahen des Winters zieht er südlicher, doch nicht weiter als bis zum 65° n. Br. an der Ostseite Grönlands (Eschricht und Reinhardt), in West-Grönland soll der 58. Breitengrad die südliche Grenze des Winteraufenthaltes sein; er verlässt nie das Eis, hält sich an die Südränder der Eisfelder, im Wasser zwischen den treibenden Eisschollen (H. Bolau), wo die Nahrung — Pteropoden (*Clio borealis*) und verschiedene Entomostraken — in Myriaden vorkommt. Obgleich er im Sommer auch mehr offenes Wasser sucht, entfernt er sich nicht weit von den Eisfeldern. In früheren Zeiten, als er zahlreich in dem Meere zwischen Grönland und Spitzbergen auftrat, hielt er sich nach Martens (1671) im Frühling in den westlichen Teilen des Eismeeres in der Nähe von Jan Mayen und Grönland auf, während er im Sommer nach den Fahrwassern östlich von Spitzbergen sich zurückzog. — Wo die Grönlandswale im Winter sind, weiß man nicht. Es wird berichtet (R. Brown), dass sie im November die Davisstraße verlassen und die Labradorküste besuchen.

Ob der Polarwal in früherer historischer Zeit an den nördlichen Küsten Norwegens aufgetreten ist, ist zweifelhaft und jedenfalls sehr schwer zu entscheiden. Der altnordische Name „Nordwalr", in neuerer Zeit „Nordwal", von dem Verfasser der berühmten altnordischen Schrift „Kongespeilet" (Königsspiegel) zeigt, dass die Altnorweger allerdings diesen Wal gekannt haben; denn sie unterscheiden ihn bestimmt von dem anderen Glattwal, dem „Nordkaper", der „Slettibakka" hieß (O. Nordgaard).

Dass diese Balaenide nicht der jetzigen Küstenfauna Skandinaviens zugehört, ist freilich gewiss. Andererseits kann man Prof. Lilljeborg ganz beistimmen, wenn er meint, dass in der Eiszeit, als die Fauna Schwedens und Norwegens eine Glazialfauna war und ein großer Teil des Landes unter dem Meeresspiegel lag, der Polarwal ohne Zweifel normal an den Küsten Skandinaviens aufgetreten ist, was ja auch durch verschiedene Skeletteile, die aus der Erde an verschiedenen Orten hervorgebracht sind, bezeugt wird (s. C. W. S. Aurivillius)[1].

Indessen erwähnt der ältere Retzius (A. J.) einen im Anfange des 18. Jahrhunderts in der Nähe von Ystad (Skåne) gestrandeten Glattwal, dessen Skeletteile als *B. mysticetus* zugehörend bestimmt worden sind (Lilljeborg).

Aber selbst wenn man von einem einzelnen Fall absieht,

---

1) Prof. Carl W. S. Aurivillius hat auch nachgewiesen, dass der von Lilljeborg beschriebene *Balaena Svedenborgii* zusammen mit *B. mysticetus* an der schwedischen Küste in der Eiszeit aufgetreten ist und vermutet die Identität des Wales Svedenborg's mit der im Ochot'schen Meere auftretenden Balaenaart, von Middendorf als „Bunchback" beschriebene Balaenide.

öffnet sich auch die Möglichkeit anzunehmen, dass der „Nordwal“ in historischer Zeit vor dem 17. Jahrhundert unter günstigen Verhältnissen, z. B. in sehr kalten Wintern mit ausgedehntem Polareise, in der Nähe der skandinavischen Küsten aufgetreten ist.

Von einer thatsächlichen Wanderung der Polarwale berichtet Dr. Rob. Brown (1875), indem er eine direkte Beobachtung des Herrn Dr. James M. Bain erwähnt, der eine extraordinäre Wanderung von Polarwalen etwas südlich von Paul's Bay (Baffin-Land) sah; mehrere Hundert Wale gingen nach Norden in einer zusammenhängenden Reihe, und einige Tage nachher folgten ungeheure Massen von Walrossen. Sie gingen ohne Pausen nach Norden, um das offene Wasser in Lancaster Sound zu erreichen, und kurz nachher war kein Tier zu sehen. Wie gewöhnlich bei den Cetaceen gehen auch die Polarwale gegen den Wind.

Beobachtungen über Wanderungen des Polarwales in der Behrings-See sind nach Scammon von amerikanischen Walfischfängern gemacht. Die amerikanischen Walfänger nennen den Polarwal „the Bowhead“ oder „the Great Polarwhale“. Im Winter geht er bis zum 55° n. Br. und im Ochot'schen Meere bis zum 54° oder 53° n. Br., während er im Sommer in das an die Behring-Straße grenzende Eismeer sich zurückzieht. In der Regel geht der Polarwal nicht weiter nach Süden als bis zur Südgrenze des winterlichen Polareises (s. die gute übersichtliche Karte des Herrn Dr. H. Bolau).

Noch eine andere Wanderung können jedenfalls vereinzelte Individuen machen, wie Scoresby (Acc. of arct. reg. vol. I, p. 10) berichtet, nämlich durch das amerikanische Eismeer. Man hatte nämlich an der Ostküste Sibiriens einen Wal gefangen, in dessen Rücken eine holländische Harpune steckte, die also in der Spitzbergschen See in das Tier geworfen war. Von einem ähnlichen Fall aus Kamtschatka vom Jahre 1716 wird von Henry Busch berichtet, ebenso von Hendrick Hamel auf der Küste von Korea 1653[1]). So kannte der Polarwal die „Nordwestpassage“, bevor sie vom Menschen entdeckt wurde! Wenn die Berichte zuverlässig sind (!).

Im Norden Asiens, etwa von Novaja Semlja bis in die Gegend der Koljutschin Bai scheint der Polarwal in unserer Zeit jedenfalls zu fehlen (H. Bolau). Weder Nordenskiöld auf seiner Reise nordostwärts an Asien noch Nansen auf seiner Polarfahrt mit der „Fram“ hat ihn in den östlichen Eismeergewässern gesehen.

Es drängt sich aber hier eine andere Frage auf, nämlich: warum giebt es fast gar keine Polarwale mehr in dem amerikanisch-

---

1) Nach Chamisso: Reise um die Welt mit der Romanzoffischen Entdeckungsexpedition in den Jahren 1815—1818 etc. citiert. Der an der Küste von Korea gefundene Polarwal muss dahin von der Meeresströmung getrieben worden sein, da er nie soweit nach Süden geht, soviel man weiß.

europäischen Teil des Eismeeres, wo einst die Wässer von diesen Walen wimmelten? Vom Jahre 1611 bis in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts hat man ja einen lohnenden Walfang in diesen Wässern getrieben, am meisten glänzend in dem 17., 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts. Ich kann hier nicht näher auf die Einzelheiten dieses Walfanges eingehen, will vielmehr nur die bekannten und nackten Thatsachen hervorheben. Ohne Zweifel ist der im großen betriebene Walfang im Anfange des 17. bis in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts die wesentliche oder viel mehr die alleinige Ursache des Verschwindens der Polarwale aus diesen Regionen des Polarmeeres gewesen. Erstens wurden die Fahrwässer um Spitzbergen abgeerntet und nebenbei trieb man den Fang nach derselben Spezies in der Davis-Straße und Baffins-Bay; hier trifft man noch vereinzelte Individuen. Im Jahre 1896 wurden von 9 Schiffen, die aus Schottland ausgerüstet waren, nur 11 Wale erbeutet. Aus der Geschichte des Walfanges ergiebt sich also, dass der Bestand der Polarwale in der europäisch-amerikanischen Eismeerregion im Laufe der letzten 3 Jahrhunderte beinahe ausgerottet worden ist. Der Polarwalstand in der amerikanisch-asiatischen Eismeerregion dagegen hält noch die jährliche Besteuerung der amerikanischen Walfänger aus, weil die Jagd nach dem „Bowhead“ hier viel später angefangen hat und die Fahrwässer nördlich von der Behringsstraße auch vielleicht größere Schwierigkeiten für den Fang, z. B. kürzere Fangzeit, darbieten.

Aus den historischen Thatsachen des Erbeutens dieser Cetaceenart im Laufe dreier Jahrhunderte können wir noch weiter schließen, dass die im ganzen existierenden Polarwale der Jetztzeit in 3 große Hauptstämme geteilt waren, nämlich 1. ein östlicher, grönländisck-spitzbergischer, 2. ein westlicher, grönländisch-amerikanischer, zwischen Grönland und dem arktischen Nord-Amerika, und 3. ein amerikanisch-asiatischer Hauptstamm, der in der Behrings-See und im angrenzenden Teil des Eismeeres sich aufhält. Der erstgenannte Hauptstamm ist am ersten beinahe vertilgt worden, dann wurde auch der zweite, der westgrönländisch-amerikanische Hauptstamm so stark reduziert, dass jetzt nur wenige Reste noch übrig sind. Der amerikanisch-asiatische Hauptstamm hält noch stand. — Wahrscheinlich ist der gegenseitige Austausch oder die Ueberwanderung der Individuen dieser Hauptstämme gering gewesen; doch wissen wir davon eigentlich fast nichts, indem nur einzelne Fälle aus älterer Zeit bis jetzt beobachtet worden sind. Wir können ja vermuten, dass die starke Verfolgung des einen Hauptstammes dazu beigetragen hat, dass furchtsame (furchtsam sind sie ja fast alle) oder mehr erfahrene Individuen die Nordwestpassage benutzt haben, um sich mit einem anderen, nicht so stark verfolgten Hauptstamm zu vermengen. Rob. Brown berichtet

von einem an der Ostküste Grönlands verwundeten Wal, der kurz nachher an der Westküste Grönlands getötet wurde. Andererseits meint er, dass die Polarwale um Spitzbergen nicht die Davis-Straße besuchen. Wie es nun auch sein mag, mir scheint jedenfalls plausibler, dass, wenn eine Ueberwanderung stattgefunden hat, der Weg nordwärts von Grönland zurückgelegt wurde und nicht um die Südspitze des Landes.

Wie groß die Zahl der Individuen jedes Hauptstammes gewesen ist, können wir freilich nicht wissen; denn der Individuenbestand wechselt ja von dem einen Jahre zum anderen (Abgang durch Tod und Zugang durch Neugeborene). Indessen wissen wir so viel, dass das jährliche, in 3 Jahrhunderten dauernde Erlegen der Polarwale den jährlichen Zuwachs nicht unerheblich überstiegen hat; wollten wir die jährlich erlegten Tiere zusammen addieren, und zu dieser Summe noch 20 % verloren gegangener Individuen[1]) hinzufügen, so würden wir vielleicht einigermaßen einen Begriff von dem sekularen Bestand dieser wertvollen Art in dem Europa nächstliegenden Teil des Eismeeres[2]) erhalten können.

Die Geschichte dieses Wales lehrt auch, wie schwer ein fast ausgerottetes Tier von Riesengröße sich wieder in beträchtlicher Menge vermehren kann. Der Nordwal ist in fast 80 Jahren in den Fahrwässern um Spitzbergen wenig oder nicht gejagt worden, und die nächstbesprochene Art, den Nordkaper, hat man ja an europäischer Seite, so viel man weiß, in 100—200 Jahren geschont; und doch ist er noch sehr selten. Nun wohl, wir kennen freilich nicht alle Faktoren; die langsame Fortpflanzung — ein Jahr trächtig und vielleicht nur 1 Junges jedes zweite Jahr geworfen — fordert lange Zeit, um zahlreich zu werden, wenn die Verhältnisse sonst günstig sind. Es können wohl auch andere, uns noch unbekannte Faktoren hier mitspielen. Man sagt, dass sie sich weiter nach Norden zurückgezogen haben und dass es nun schwieriger ist, sie zu finden. Doch, dass die frühere große Menge in hohem Grade reduziert worden ist, kann wohl niemand verneinen.

---

2. Die nordatlandische Form der Glattwale, welche wir unter dem Namen Nordkaper (*Eubalaena glacialis*, Bonnaterre, *E. bis-*

1) Selbst mit den jetzigen sehr guten Waffen geht ein nicht unerheblicher Prozentsatz von den angeschossenen Tieren verloren; ich glaube daher, dass in früheren Zeiten mit den weniger entwickelten technischen Mitteln der Verlust auf 15—20 % der angeschossenen Tiere gesetzt werden kann. Die amerikanischen Walfänger rechnen 10 % Verlust von Pottwalen und 20 % Verlust von „right whales".

2) Wenn man die verschiedenen Berichte über den Walfang in der vorhandenen Litteratur durcharbeitete, würde man gewiss annähernd die Zahl der erlegten Polarwale finden können.

cayensis auct. Cfr. Litteratur: W. Kükenthal: Die Wale der Arktis p. 207) kennen, in früheren Jahrhunderten an europäischen und auch an amerikanischen Küsten des Atlantischen Meeres so viel gejagt, scheint nach der Jahreszeit an gewissen Orten häufiger aufgetreten zu sein als auf anderen, wenn man den historischen Berichten der Walfänger folgt.

Bekanntlich wurde schon im 11. und 12. Jahrhundert im biskayischen Meerbusen von den spanischen Biskayern ein bedeutender Walfang getrieben und ins 15. und 16. Jahrhundert fällt die Blütezeit der Biskayer als Walfänger. Die Verfolgung ging nach und nach mehr nach Norden, nämlich nach Island und in die Gegend um das Nordkap Norwegens. Man hat ja auch einen arabischen Bericht aus dem 13. Jahrhundert von dieser Jagd. Im biskayischen Meerbusen wurde die Verfolgung nach dem Nordkaper hauptsächlich in den Wintermonaten, Oktober bis Februar, getrieben. Die Biskayer nannten ihn Sarde. Dieser ca. 50 Fuß lange Wal von tiefblau-schwarzer Farbe, mit langen braunschwarzen Barten (bis 7 Fuß lang), durch die hohe, wellig eingekerbte Unterlippe charakterisiert, die im Mundwinkel eine Ausschweifung zeigt, besuchte in den Wintermonaten in größerer Menge die französischen und spanischen Küsten des genannten Meerbusens. Auch im Mittelmeer hat man diese Art getroffen, wie neuere Beobachtungen zeigen (Pouchet et Beauregard, Capellini). — In den Sommermonaten dagegen hat man diese Art an den Küsten Islands und des nördlichen Norwegens in früheren Jahrhunderten gejagt (Martens, Zorgdrager), wo er auch noch in der Jetztzeit als große Seltenheit sich gezeigt hat (G. Guldberg).

Der berühmte Cetologe Prof. P. J. van Beneden sagt folgendes über den Fang dieses Glattwales[1]): „Les pecheurs du golf de Gascogne comme ceux des côtes d'Islande, sont devenus de bonne heures des baleiniers, par la saison que ces cétacés visitaient régulièrement leurs parages; l'on sait aujourd' hui que la Baleine, qui hantait autrefois la Manche et la Mer du Nord, se rendait durant l'hiver dans le Golfe de Gascogne, en Europe; durant l'été, sur les côtes de Nouvelles-Angleterre en Amerique; et que pendant les traversées elle se montrait régulièrement, en printemps surtout, dans les eaux de l'Islande.“

Dass diese Cetaceenart der nördlichen Halbkugel in den Wintermonaten die warmtemperierten europäischen Küsten des Atlantischen Ozeans besuchte, wird auch durch die in den letzten Dezennien notierten Beobachtungen von gestrandeten Nordkapern bezeugt.

Der von Eschricht nach Kopenhagen gebrachte neugeborene Junge wurde ja im biskayischen Busen im Februar 1854 gefangen;

1) Un mot sur la pêche de la Baleine et les premiers exp. etc. (1878, p. 4).

der bekannte Tarantowal, von Prof. Capellini und Gasco beschrieben, ist im Mittelmeer den 9. Februar 1877 gestrandet; den 11. Februar 1878 wurde ein größeres Exemplar zwischen Quetaria und Zarauz an der Küste Spaniens gefangen. Ebenso ist ein Individuum von derselben Art an der Nordküste Spaniens (Provinz Galicia) 1880 gestrandet und an dem Azoren, erzählt P. J. van Beneden, sind zwischen 1873 und 1888 4 Nordkaperwale in den Monaten Dezember bis April gefangen worden. G. Pouchet erwähnt ein Individuum derselben Art, das an der Küste Algiers gescheitert ist (Februar). Alle diese Beobachtungen stützen ja die Zuverlässigkeit der älteren Berichte von dem Auftreten dieser Art in den südlicheren Fahrwässern in der Herbst- bis Frühlingssaison.

In voller Uebereinstimmung hiermit stehen die von 1884—1891 gemachten Beobachtungen über die von norwegischen Walfängern geschossenen Nordkaper, welche in den Fahrwässern um Island und um Nordkap während der Sommersaison erlegt wurden (G. Guldberg).

Zu meinen früheren Angaben über das Auftreten des Nordkapers auf den nördlichen Breitegraden während des Sommers kann ich noch einige aus der letzten Zeit hinzufügen, nämlich dass im Jahre 1902 im Monat Juli ein Nordkaper von einem der auf Island stationierten norwegischen Walfänger erlegt wurde und dass im Sommer 1903 sogar 3 Nordkaperwale daselbst eingefangen wurden.

Die geographische Verbreitung des Nordkapers reicht nach P. J. van Beneden an die Azoren und Bermudasinseln im Süden und an die Bäreninseln im Norden, während nach Osten und Westen der europäische und der nordamerikanische Kontinent die Grenze bilden. Auch an der Küste Afrikas (23°, 10′ nördl. Breitegrade, 16°, 6′ östl. L.) wurde vor Jahren ein Individuum im Monat Dezember gefangen.

Das Verfolgen des Nordkapers an der europäischen Seite des Atlantischen Ozeans hat früher aufgehört als an der amerikanischen. Seit dem Jahre 1611 wurde ja die Aufmerksamkeit der englischen und holländischen Walfänger auf den Polarwal (*B. mysticetus* L.) hingelenkt, der viel wertvoller und auch viel leichter zu erlegen war. Es wird schon damals berichtet, dass die Häufigkeit der Nordkaper etwas abgenommen hätte. Jedenfalls wurde er nicht mehr so eifrig verfolgt.

Zur selben Zeit wimmelte aber das Meer von „Blackwhales“ oder *E. biscayensis* an verschiedenen Stellen der Küste von Neu-England (U. S. A.). So sagt Starbuck, dass im Anfange des 17. Jahrhundert die Wale sehr zahlreich waren, sowohl längs den Küsten wie auf hoher See [1]). Er bemerkt auch, dass die Wale

1) Nach Starbuck citiere ich Kapt. Rich. Matter, der in seinem Journal von 1735 von der Reise nach New-England sagt: „mighty whales spewing up water

„migratorisch“ waren, denn die Fangsaison begann früh im November und hörte im März oder April auf. Vor der Kolonisation verfolgten die Indianer in ihren Kanoes die Wale hier. Schon die ersten Kolonisten in Newhampshire, Massachusetts, Connecticut und Rhode Island begannen diese wertvollen Meerestiere zu jagen und zu erlegen. Erst viel später gingen die Walfänger weiter auf die See hinaus und dann begann, vom Anfange des 18. Jahrhunderts, die Jagd auf die Pottwale. Die Blütezeit des Walfanges der anglo-amerikanischen Kolonisten fällt zwischen 1750 und 1784. Nachher scheint der „Blackwhale“ seltener geworden zu sein, indem man nach und nach Schiffe für den Walfang in Baffins Bucht (für den Fang des Grönlandswal), teilweise auch nach der Südsee ausgerüstet hat (für die Jagd auf den Pottwal und den Südseewal, *E. australis*).

Nach den historischen Daten des Walfanges, welche ich oben in Konturen angegeben habe, liegt der Schluss nahe, dass der Bestand der *Eubalaena biscayensis* im Nordatlantischen Ozean in zwei große Hauptstämme sich einteilen lässt, nämlich ein östlicher, europäischer und ein westlicher, amerikanischer Hauptstamm. Der östliche, europäische Hauptstamm war schon etwas reduziert, als man anfing, den westlichen amerikanischen zu erbeuten. Wie weit diese Stämme während der Sommersaison auf den höheren Breitegraden, Island-Nordkap, mehr oder weniger miteinander vermengt wurden, wissen wir nicht; wir können es aber vermuten.

Die Geschichte des Walfanges im 19. Jahrhundert hat uns gelehrt, dass auch dieser Glattwal, wie sein Verwandter, der Polarwal, der Ausrottung jedenfalls auf europäischer Seite nahe gewesen ist. Ja die Systematiker der Zoologie wollten ihn eine Zeit lang nicht einmal als eigene Art anerkennen; sobald man ihn aber wirklich wiederfand, machten die Systematiker beinahe ebensoviele Arten, wie Individuen angetroffen wurden! In den letzten Dezennien ist dieser Glattwal anscheinend häufiger geworden; jedenfalls hat man ihn häufiger erlegt. Nach den bis jetzt vorliegenden Daten hat der Nordkaper ohne Zweifel eine migratorische Lebensweise; er unternimmt Wanderungen nach der Jahreszeit. Die Fangzeit im Biskayischen Busen wie diejenige an den Küsten der Vereinigten Staaten von Nordamerika und um die Bermudasinseln fällt in die Wintersaison. Die alten holländischen Walfänger im 16. bis 18. Jahrhundert an der norwegischen Küste, wie die jetzigen Walfänger in Finmarken und auf Island haben

in the air, like the smoke of a chimney etc.“ Dass auch andere Walspezies dabei sich beteiligt haben, ist wahrscheinlich. Indessen wurde hauptsächlich nur der Nordkaper gefangen, mit dessen Fang man ja schon lange an europäischer Seite vertraut war.

ihn da oben ja nur im Sommer getroffen. Die migratorische Lebensweise dieser Balaenide war also vor Jahrhunderten im großen und ganzen dieselbe wie noch heute.

3. In der nördlichen Hälfte des Pazifik-Ozean ist der da verbreitete Glattwal unter dem Namen des Japanwal, Nordwestwal oder Right whale of the north-western coast bekannt *Eubalaena japanica*, La Cepède, *Balaena Sibboldii* Gray, Scammon).

Ob der Japanwal eine eigene Art oder geographische Varietät oder gar dieselbe Art wie der Nordkaper oder identisch mit dem Südseewal (*B. australis*, auct.; Temminck und Schlegel nannten ihn *B. antarctica*) sei, muss noch dahingestellt werden. Die Abbildung von diesem Glattwale bei Scammon zeigt einen bestimmten Unterschied, während die japanischen Konturbilder von demselben in der von Möbius ausgegebenen Abhandlung eine große Aehnlichkeit mit denen des *Eubalaena biscayensis* besitzen.

Von der Verbreitung des Japanwales sagt Dr. Bolau, dass im Norden die Aleuten seine natürliche Grenze bilden, während er nach Süden nie in die heiße Zone geht. An der ostasiatischen Seite geht „er etwas weiter südlicher als an der amerikanischen". — Sowohl die Japaner (vgl. Möbius) wie die amerikanischen Walfänger der Pazifik-Küste haben diese Cetaceenart gejagt. Der in neuester Zeit (1890—1900) von den Russen (mit norwegischen Führern) an der Küste Ostasiens getriebene Walfang, hauptsächlich nach verschiedenen Finwalspezies, scheint nicht, soviel ich weiß, den Japanwal erlegt zu haben.

Nach dem Bericht Scammon's besuchte dieser Wal häufig die Küste Oregons, wo er zuweilen in größerer Menge auftrat; sein gewöhnlicher Aufenthaltsort war indessen der große „Kodiak Ground", der von Vancouvers Insel nach Nordwest bis an die Aleuten und von der Westküste bis zu 150° w. L. sich erstreckt. Sowohl im südlichen Teil der Behrings-See wie an der Küste von Kamschatka und in dem Ochotskischen Meere konnte man diese Art in großen Scharen antreffen.

An der Nordwestküste Amerikas wurden diese Wale von den amerikanischen Walfängern im Sommer, von April bis September (inklusive), verfolgt. Im Frühjahr (Februar bis April) dagegen hat man einige auch so südlich wie auf dem 29. nördl. Breitegrad in der Bucht von San Sebastian Viscaino und um die Cerres-Inseln gefangen (Scammon).

Gleichfalls wissen wir aus den japanischen Berichten, dessen Kenntnis man Herrn Prof. Dr. K. Möbius verdankt, dass zwischen Ende Dezember und Frühlings Anfang von den Japanern Walfische gefangen werden, welche aus Norden kommen; zwischen Frühlings Anfang und dem Anfange Mai Walfische, welche nach Norden ziehen. „Diejenigen Wale, welche die Winterkälte in dem nor-

dischen Meere vermeidend, nach Süden kommen, heißen Kudarikújira, s. herabkommende Walfische; die anderen, welche mit der Frühlingswärme nach den nördlichen Meeren ziehen, heißen Noborikújira, s. hinaufziehende Walfische. Die hinaufziehenden sind wild; es ist schwierig, ihre Scharen zu trennen und sie zu fangen.“ — Die von den Japanern gefangenen Waltiere sind nach K. Möbius hauptsächlich erwachsene und junge Japanwale, und außerdem Buckelwale (*Megaptera*) und Blauwale (*Balaenoptera sibbaldii*).

Aus diesen Berichten ergiebt sich also, dass der Japanwal oder Nordwestwal jährlich nach den Jahreszeiten reguläre Wanderungen unternimmt. Die Bezeichnung, dass die hinaufziehenden (nordwärts) „wild“ sind, kann vielleicht dahin gedeutet werden, dass sie sich in der Brunstzeit befinden.

4. Der Südwal oder Kapwal (*Balaena australis*, Desmoulin; *B. antipodarum*, Gray; *Baleine de Cap*, Cuvier; *B. australis*, Temminck, *fauna japonica*; *B. mysticetus antarctica*, Schlegel; *Hunterius Temminckii*, Gray, catalogue of seals and whales 1866) oder the southern Right whale soll hier nur sehr kurz erwähnt werden. Bekanntlich hielten die holländischen Walfänger ihn für einen Nordkaper. Lalande brachte 1819 das erste Skelett, das im Pariser Museum aufbewahrt ist. Die Stellung des Südwales zu dem Nordkaper und dem Japanwal ist noch nicht endgültig festgestellt. Während J. E. Gray diese 3 Balaenidenformen als Genera aufstellte, hat Flower sie alle unter dieselbe Art hingestellt. Vor 150 Jahren wimmelten die Walgründe der südlichen Hemisphäre von Südwalen und die amerikanischen Walfänger haben Tausende nach Tausenden von diesen großen Tieren erlegt (von 1804—1817 sind 193,522 right whales erlegt worden) und daran Millionen von Dollars verdient und doch so wenig für die wissenschaftliche Biologie dieser Art gebracht, ja nicht einmal so viel, dass man Material genug hat für die genaue zoologische Bestimmung!

In Bezug auf die äußere Form will ich nur bemerken, dass die von Dr. P. Fischer gegebene Abbildung von einem Foetus dieser Art eine sehr große Aehnlichkeit mit dem Nordkaper besitzt.

Nach den Angaben der verschiedenen Autoren (Bolau, van Beneden, Flower, Scammon u. a.) machen auch die Südwale bestimmte Wanderungen nach der Jahreszeit, indem sie in gewissen Monaten mehr nördlich gegen die wärmere Zone ziehen, in anderen Monaten mehr südwärts gegen die antarktischen Wasser hin gehen.

Die Beobachtungen aus den letzten Jahrzehnten von den Expeditionen nach dem Südpol scheinen darin übereinzustimmen, dass man von den echten Südwalen sehr wenig sieht und daher glaubt man, dass die Zahl derselben sehr reduziert sein muss. Diese Sache nimmt E. G. Racowitza in seinem schönen und interessanten Werke auf zur

näheren Betrachtung und kommt zu dem Resultate (p. 84—85), dass es wohl noch viele Südwale gebe, dass aber die südliche Verbreitungslinie dieser Art mit „la ligne d'extension minima des glaces (banquise)“ zusammenfalle. „Je conclurai donc, jusqu'à nouvel ordre, que *B. australis* ne se trouve pas dans les glaces antarctiques et qu'il est absurde pour l'instant d'envoyer des expéditions pour l'y chasser.“ Diese Konklusion ist gewiss wohl richtig; denn der Südwal gehört doch der mehr temperierten Zone an wie der Nordkaper im Nordatlantischen Meere und wie der Japanwal im nördlichen Teil des Stillen Ozeans.

Die kleinste Art der Balaeniden, die *Neobalaena marginata* Gray, nur 20 engl. Fuß lang — ca. $6^1/_2$ m — kennen wir noch zu wenig in Bezug auf Lebensweise, so dass wir diese Balaenide hier nicht näher besprechen wollen.

II. Die Familie *Agaphelidae* J. E. Gray.

Von den Repräsentanten dieser Familie, dem *Rachianectes glaucus* Cope, hat man besonders durch die interessante Arbeit Scammon's eine relativ gute Kenntnis. Die amerikanischen Walfänger nennen diesen Wal „California-Gray whale“; er ist auch unter dem Namen „the Gray whale of the North Pacific“ bekannt. Diese Cetaceenart vereinigt bekanntlich den Charakter der Finwalfamilie (*Balaenopteridae*) in seinem verhältnismäßig kleinen Kopf, langgestreckter Form, schmalen Brustflossen und 2 Furchen an der Bauchseite mit dem Charakter der *Balaenidae* in seiner sonst ganz glatten Haut und Abwesenheit einer Rückenflosse. Der Grauwal hat eine Länge von 13—15 m (40—44 Fuß) und einen Kreisumfang von 9—10 m (28—30 Fuß), besitzt eine graue, scheckige Farbe — hell bis fast schwarz — und bewohnt den großen Ozean nördlich vom Aequator; sehr häufig findet man ihn in der Nähe der Küste des nordamerikanischen Kontinents. Von November bis Mai hält er sich an den Küsten Kaliforniens auf; die Weibchen („die Kühe“) gehen in die Lagunen ein und bringen ihre Jungen zur Welt, während die Männchen außerhalb an der Meeresküste entlang verbleiben. Zuweilen sieht man gegen das Ende des Winters auch Männchen in den Lagunen auftreten und bald nachher kann man beobachten, wie die Männchen und die Weibchen mit ihren kleinen Jungen sich auf die Reise nach Norden begeben, indem sie ganz nahe am Lande, oft im Meeresgrase, der Küste entlang gehen. Der „California Grauwal“ ist sonach ein echter „Küstenwal“. Selten trifft man ihn weit außen auf der Hochsee.

In den Sommermonaten versammeln sich die Grauwale in der Behrings-See und in dem Ochotskischen Meere, wo ihnen reichliches Futter in der Sommerfrische dargeboten wird. — Im Herbst, in den Monaten Oktober und November, findet man diesen Wal

wieder an der Küste Oregons und dem nördlichen Teil Kaliforniens, indem die Wale dann wieder auf der Reise sind, und zwar um nach ihrem mehr subtropischen Winterkurort zu ziehen. Sie sind nicht südlicher als bis zum 20° n. Br. beobachtet worden.

Von den Japanern wird dieser Wal „Kokujira“ (s. Walfischkind) genannt. Prof. Dr. K. Möbius hat die Identität der Spezies nachgewiesen.

Die jährlichen Wanderungen der Grauwale haben die Eskimos und die Nordwest-Indianer schon lange gekannt, indem sie die Jahreszeit abpassten, in welcher sie ihren jährlichen Tribut von dem vorbeiziehenden Scharen der Grauwale abzuholen suchten. So wurden diese Wale an der Fucastraße bei Vancouver und bei der Charlotteninsel von den Indianern verfolgt (Scammon).

In Bezug auf das Futter der Glattwale und des Grauwales kann man sie im ganzen als planktonfressende Wale charakterisieren, d. h. sie fressen Kleinorganismen, die in Myriaden auftreten und von den Meeresströmungen hin und her getrieben werden; die kleinen Weichtiere und Crustaceen machen den Hauptbestandteil dieses Futters aus.

(Ein zweiter Teil folgt.)

Schauinsland, H.: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere.

I, II, III. Zoologica. Bd. 16. H. 39. 1903.

In zwei größeren Arbeiten (Anat. Anz. Bd. 15, 1899 und Arch. mikr. Anat. Bd. 56, 1900) hat Schauinsland bereits viele Resultate seiner Untersuchungen über Entwickelung und Anatomie der Sauropsiden, besonders der interessanten *Hatteria*, kurz mitgeteilt, und weiter hat er in dem Kapitel „über die Entwickelung der Eihäute der Reptilien und Vögel“ in O. Hertwig’s Handbuch der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere einige neue Befunde, welche ihm das Studium einer großen Zahl von Keimscheiben von Sauropsiden, zum Teil von seltenen, bisher noch nicht untersuchten Formen gebracht hatte, besonders die zum Teil neue Entdeckung zweier eigentümlicher Anhangsorgane des Amnions, des Amnionganges und des vorderen Amnionzipfels seiner Darstellung eingefügt. Die Mitteilungen gaben im wesentlichen nur kurz die Resultate wieder und konnten besonders nicht von zahlreicheren Abbildungen, welche zum Verständnis und zur Begründung derselben notwendig erschienen, begleitet werden. Die jetzt vorliegenden neuen Beiträge füllen diese Lücke in weitestem Maße aus. Auf 56 Tafeln giebt der Verfasser Totalansichten von Embryonen zahl-

reicher verschiedener Formen, weiter die Abbildungen von den auf dem letzten Internationalen Zoologen-Kongresse bereits demonstrierten Modellen von drei Entwickelungsstadien des Schädels von *Sphenodon*, ferner zahlreiche Rekonstruktionen und Schnitte in ganz hervorragender Ausführung, begleitet die Tafeln mit einer ausführlichen Figurenerklärung und fasst in einem sehr knappen Umriss seine Hauptresultate noch einmal zusammen. Als ein weiteres wichtiges Resultat, welches den Schädel von *Sphenodon* betrifft und in den früheren Beiträgen noch nicht erwähnt ist, möge angeführt werden, dass die feste Verbindung zwischen Squamosum und Quadratum bei dem erwachsenen Tier in der Jugend nicht vorhanden ist, sondern hier dieselbe gelenkig ist.

Außer diesen Tafeln, welche den Hauptteil des Werkes ausmachen und welche die früheren Mitteilungen ergänzen, bringt dasselbe im ersten Teil noch die Resultate neuer Untersuchungen über die Entwickelung einiger Organe des Holocephalen *Callorhynchus antarcticus*. Wenn man absieht von den dieser Form eigentümlichen Charaktern, so von der eigenartigen fadenförmigen Gestalt der Embryonen und der kappenartig dem Kopf aufsitzenden Rostrum-Anlage, welche dem Kopf ein sehr sonderbares Aussehen verleiht, so sind besonders folgende Resultate hervorzuheben. Der Schädel lässt schon früh die für Holocephalen charakteristischen Züge, besonders den festen Zusammenschluss der Teile erkennen, so wurde z. B. das Palato-Quadratum schon bei einem 6,5 cm langen Embryo fest und ganz mit dem Schädel verwachsen gefunden. Interessant ist, dass hier nur embryonal die bei anderen Selachiern auch im ausgebildeten Zustande vorhandene präfrontale Lücke sich findet. Fremdartig erscheint die enorm ausgebildete und hypochordal gelegene Sattelhöhle, welche zur Aufnahme des sehr großen infundibularen Gehirnabschnittes und eines Teiles der Hypophyse dient, während der andere Teil außerhalb der Höhle liegt und mit dem ersteren nur durch einen engen Kanal zusammenhängt. Indem dieser Kanal sich noch weiter verengt und das Verbindungsstück der beiden Teile sich rückbildet, besteht die Hypophysis auf späteren Stadien aus einem innerhalb und einem außerhalb der Schädelhöhle gelegenen Teil. Ferner wird nachgewiesen, dass das Hyomandibulare nicht, wie von manchen angenommen wird, fehlt oder mit dem Schädel verschmolzen ist, sondern wohl ausgebildet ist, dass weiter der Vaskularapparat sehr primitiv gebaut ist, indem er aus sechs Bögen besteht und der Zungenbeinbogen außer dem Mangel ein Kopulars den gleichen Aufbau wie die Kiemenbögen zeigt, und dass der Kiemendeckel hier von Radien gestützt wird und durch welchen Befund die von Gegenbaur bereits durchgeführte Ableitung des Operkularskeletts aus der Verschmelzung von Radien des zweiten Bogens eine weitere Stütze erhält.

Ausführlicher bespricht der Verfasser dann noch die schmelzlosen Hautzähne, welche an einzelnen Stellen am Kopfe und Rücken sich finden und eine einstige stärkere Beschuppung der Haut der

Holocephalen wahrscheinlich machen, und die Entwickelung und den Bau der ebenfalls schmelzlosen Zahnplatten; diese entstehen nicht, wie zu erwarten wäre, durch Verschmelzung einzelner Zähne, sondern als ein Ganzes. Weitere Mitteilungen über die Entwickelung der Wirbelsäule, besonders der Chordascheiden, über die äußere Gestaltung des Gehirns und den Verlauf der Hirnnerven auf verschiedenen Stadien, und über die Anlage der Extremitäten bringen zum Teil für die Vergleichung mit den Resultaten, welche bei anderen Formen gewonnen sind, wichtige Einzelheiten, deren Darstellung hier zu weit führen würde.

Den Schluss des ersten Teiles bildet die Schilderung der Bildung des Amnions beim *Chamaeleon*, die insofern interessant ist, als sie bereits auf dem Stadium des zweiblätterigen, kreisförmigen Embryonalschildes beginnt in Form einer zirkulären Falte, und der Anlage der Keimblätter. Das *Chamaeleon* soll hierfür besonders klare Bilder bieten. Die Untersuchung bestätigte die Ansicht, zu welcher der Verfasser schon früher durch das Studium dieser Verhältnisse bei anderen Sauropsiden gekommen war, dass nämlich, wie es ältere Autoren bereits behauptet, neuere aber bestritten hatten, das Mesoderm nicht vom Entoderm, sondern vom Ektoderm entsteht, dass der früher als Gastrulation aufgefasste Vorgang nichts mit der Bildung des Entoderms zu thun hat, sondern nur Mesoderm liefert, und dass die Chorda nicht entodermalen, sondern mesodermalen Ursprungs ist.

Diese kurze Uebersicht über den Inhalt des großen Werkes dürfte schon zeigen, zu wie vielen wichtigen Fragen dasselbe Beiträge liefert, die schon durch die untersuchten seltenen und wichtigen Objekte großes Interesse erregen müssen. Man muss nur bedauern, dass der Verfasser aus Mangel an Zeit seine Absicht, eine breitere Ausarbeitung seiner Untersuchungen zu geben, nicht hat ausführen können. Eine kurze Wiedergabe der Resultate wird gewiss den Beifall vieler finden, aber es will dem Referenten scheinen, als ob der Verfasser in diesem Bestreben etwas zu weit gegangen wäre, zumal auch die früheren Beiträge ebenfalls den Charakter von vorläufigen Mitteilungen mehr oder weniger zeigen. Besonders scheint die Trennung von Text und Figurenerklärung, wie sie zum großen Teil hier durchgeführt ist, wenig empfehlenswert. Denn anstatt das Studium der Arbeit zu erleichtern, wird dasselbe nach der Ansicht des Referenten nur erschwert, und es liegt die Gefahr nahe, dass viele in der Arbeit enthaltenen Resultate nicht genügend begründet erscheinen, weniger beachtet werden als sie es verdienen oder falsch gedeutet werden. **A. Brauer.** [49]

A. v. Kölliker, Die Medulla oblongata und die Vierhügelgegend von Ornithorynchus und Echidna.

Leipzig. W. Engelmann 1901. VI und 100 pp. 27 Fig. im Text und 1 Titelvign.

Das Werk bedeutet eine wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse von der Anatomie des Nervensystems der Säugetiere sowohl dem Material nach wie in der Bearbeitung desselben. Es behandelt den feineren Bau des Hirnstammes von der Gegend des I. Nerv. cerv. bis zum Eintritt der Hirnstiele in das Zwischenhirn auf Grund je einer vollständigen Weigert-Serie der Gehirne von *Ornithorynchus* und *Echidna*, die Verf. durch Prof. Ziehen aus dem Semon'schen Material erhalten hatte. Von den fein ausgeführten Abbildungen beziehen sich 18 auf die erstere, 9 auf die letztere Spezies.

Als charakteristische Eigentümlichkeiten des Mittel- und Hinterhirns der genannten Monotremen bezeichnet der Verf.:

1. Die frühe Eröffnung des Rückenmarkskanals, so dass der Hypoglossuskern ganz an den Boden der Rautengrube zu liegen kommt. 2. Die seitliche Lage des Nucleus hypoglossi, der dorsal von den Seitensträngen liegt; der Nerv selbst tritt lateral von den unteren Oliven aus. 3. Das Vorkommen eines besonderen dorsalen Facialiskernes, etwas schwächer als der dem typischen Facialiskern entsprechende ventrale Kern. Der Nerv bildet sein inneres Knie in gewohnter Weise; eine Portio intermedia war nicht nachzuweisen. 4. Die starke Entwickelung des Trigeminus und das Austreten desselben am proximalen (rostralen) Rande der Brücke. Die sensible, spinale Quintuswurzel bildet mit ihrem Endkern, der Fortsetzung der Substantia gelat., zur Seite des verlängerten Markes ein, besonders beim Schnabeltier, mächtiges Tuberculum trigemini, das kranialwärts der ventralen Mittellinie sich nähernd die Brücke beträchtlich einengt, und direkt in die Port. sens. des Nerven übergeht. Von diesem Tub. V. gehen primäre Leitungen zu den motorischen Kernen von Nn. XII, X, IX, VII, VI und V, und sekundäre Bahnen zum Lemniscus medialis als innere Bogenfasern und durch die Haube zum Großhirn. Bemerkenswert ist, dass die Fasern zum motorischen Trigeminus und zum dorsalen Facialiskern von der P. mandibularis stammen, während diejenigen der P. ophthalmomaxillaris zum ventralen Facialiskern und den Nervenkernen III und IV verlaufen. Verf. schließt daraus auf die Zugehörigkeit des dorsalen Facialiskernes zu mandibularen Muskeln. Ein Aquäduktkern des Quintus wird durch zahlreiche Zellen im centralen Grau repräsentiert, und die Wurzelfasern aus denselben ließen sich als zur motorischen Portion gehörig nachweisen. Ein peripher gelegenes Ganglion Gasseri hat Verf. gegenüber Elliot Smith sichergestellt. 5. Die geringe Entwickelung der Pyramiden und das Fehlen derselben in der Brücke. Eine schwache Pyramidenkreuzung leitet ihre Fasern z. T. her von den Fasc. cuneati — ob auch Seitenstrangfasern daran teilnehmen, ließ sich nicht sicher feststellen —, und geht ohne Grenze über in die gut ausge-

bildete Schleifenkreuzung. Die daraus hervorgehenden schwachen (Pyramiden-)Bahnen schließen sich, cerebralwärts ziehend, untrennbar dem aus der Schleifenkreuzung und Trigeminusfasern entstehenden Lemniscus medialis an. 6. Die große Entwickelung von Kreuzungen im Pons und der Uebergang der gekreuzten Ponsfasern in die Basalteile des Mittelhirns und in das Zwischenhirn als Pes pedunculi. Die Querfasern der Brücke bei *Ornithorynchus* (Längszüge fehlen dort ganz) umziehen das Tub. V. Sie stammen im kaudalen Teile als Trapezfasern vom Ggl. ventr. N. cochleae und gehen zur oberen Olive, aus der seinerseits wieder der Nucleus ventr. des Lemn. later. hervorgeht; im größeren, rostralen Abschnitt der Brücke verlaufen Kleinhirn-Brückenbahnen gekreuzt und ungekreuzt zu den medialen und lateralen Schleifen und zu den Brückenkernen. 7. Der Mangel von grauer Substanz in den Seitenteilen der Brücke und das Vorkommen eines besonderen freien Endes derselben, des Brückenschnabels; der letztere ist speziell bei *Echidna* kräftig und enthält nur Faserkreuzungen. 8. Der Verlauf des Nervus cochleae ventral vom Pedunculus cerebelli, statt an der Außenseite desselben. Trotzdem finden sich die Striae acusticae an gewohnter Stelle.

Außer den genannten charakteristischen Merkmalen des Monotremen-Hirnstammes verdienen noch andere Punkte der Erwähnung. Bei beiden untersuchten Arten liegt die untere Olive dicht neben der Raphe, rein medial vom Hypoglossus; sie besteht aus einigen unscharf begrenzten Abschnitten. Von Ganglien finden sich in der *Medulla oblongata* außer den schon erwähnten und den Kernen der Hirnnerven ein Nucleus lateralis im Seitenstrang neben zahlreichen zerstreuten Zellen in der Subst. retic. grisea; zerstreute Nervenzellen liegen auch im ganzen Tegmentum und gruppieren sich obendrein dort zu einem paarigen Nucleus raphes, dessen Beziehungen noch nicht festgestellt sind.

Von den Kleinhirnstielen sind die Crura cerebelli ad medullam gut entwickelt und vereinigen außer der Kleinhirn-Seitenstrangbahn, die Fibrae arcuatae superf. aus den Nuclei later., Fibrae cerebello-olivares, einzelne dorsale und ventrale Schleifenbündel; diesen Bahnen schließen sich an die Acusticus-Kleinhirnfasern, und wahrscheinlich auch Verbindungen von seiten des sensibeln Trigeminus. Mit den Bindearmen, die in gewohnter Weise sich in der Tiefe der Haube kreuzen und den roten Kern bilden, verbindet sich an der Kreuzungsstelle das „Ziehen'sche Bündel“, ein medial vom Lemn. later. in den kaudalen Partien des Tegmentum wurzelndes Längsbündel unbekannter Herkunft. Vom wohlausgebildeten Ganglion interpedunculare, welches die Meynert'schen Bündel aufnimmt, geht eine besonders beim Schnabeltier deutlich ausgeprägte Haubenbahn, der Fasc. longitud. medialis des Verf., zum Nucl. tegmenti dorsalis, der in der Gegend des Ueberganges des vierten Ventrikels in den Aquaeductus dorsal dem Fasc. longitud. dors. aufliegt. Die basalen Teile des Mittelhirns erinnern im Bau an die Hirnstiele

von Säugern mit schwachen Pyramiden: sie enthalten im dorsalen Teil die durch Brückenbahnen und wohl auch durch die wenigen Pyramidenstränge verstärkten Lemnisci mediales und, durch eine Substantia nigra davon getrennt, die gekreuzten Brücken-Vorderhirnbahnen des Hirnstielfußes. In ihrer Bedeutung noch nicht aufgeklärt sind dorso-ventrale Fasern der Haube, die vom Fasc. longitud. dors. zu Brückenkernen ziehen.

Als ein Novum, das anderen Säugetieren, auch *Ornithorynchus*, fehlt, wird unter dem Namen „Zonalfasern" eine starke Leitungsbahn beschrieben, die sich in schmaler dichter Lage oberflächlich dem Tuberculum trigemini anlegt. Mit beginnendem Austritt des Nerven gelangen die Zonalfasern mehr medial; sie schließen sich, den Brückenschnabel bildend, den Brückenfasern an, und treten in der Decussatio pontis ununterbrochen in den Pes pedunculi der anderen Seite ein. Verf. vermutet darin eine sekundäre spino-cerebrale sensible Leitung, die mit der Lissauer'schen Randzone zusammenhängt.

Ueber die Hirnnerven wird außer dem schon Gesagten berichtet, dass beim Schnabeltier mit der auffallenden Mächtigkeit des Trigeminus die Schwäche des Hörnerven, des Facialis und der Augenbewegungsnerven stark kontrastiert. Sehr gut entwickelt ist dagegen der Acusticus bei *Echidna*, wo auch, wohl als Folge davon, Oliva superior und Lemniscus lateralis sowie das hintere Vierhügelpaar außergewöhnlich groß sind.

Refer. schließt sich endlich ganz dem Wunsche des Verf. an, dass durch weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete unsere Kenntnisse bald vervollständigt werden. Es ergäbe sich daraus eine gute Basis für vergleichend-morphologische Studien, wie sie übrigens durch den Verf. schon eingeleitet werden, wenn er die Beziehungen aufsucht zwischen der Ausbildung der einzelnen Nerven und Gehirnteile einerseits und dem Entwickelungszustand der Muskulatur und der Sinnesorgane anderseits. Dass dabei auch Hinweise auf die Verhältnisse bei anderen Säugetieren und beim Menschen nicht fehlen, ist bei einem Autor wie Kölliker selbstverständlich.

Bühler (Zürich). [84]

Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen.

Von Dr. M. Gräfin v. Linden (Bonn).

(Schluss.)

Salze des roten Vanessenfarbstoffes.

Die Lösungen des roten Vanessenpigmentes verhalten sich wie eine Säure. Blaues Lackmuspapier wird in Berührung mit der Lösung gerötet, ebenso blaues Lackmoidpapier. Rotes Lackmoidpapier behält seine Farbe, wenn es mit der Lösung betupft wird.

Auch gegenüber Kochenilletinktur zeigt der Vanessenfarbstoff die Natur einer Säure, indem er die rote Kochenillelösung nicht bläut, wie es z. B. saure Salze zu thun pflegen.

Mit den Metallen der alkalischen Erden Calcium und Baryum bildet der Farbstoff schön gefärbte und gut krystallisierte Salze. Aus Kalkwasser fällt das in wässeriger Lösung eingeführte Pigment nach sehr kurzer Zeit als gelbrot gefärbter Niederschlag aus, nach ungefähr 24 Stunden bilden sich dann in einem solchen Niederschlag doppelbrechende, sphärisch gebaute, aus vielen schmalen Nadeln gefügte Krystalldrusen. Die Farbe dieser Krystalle ist gelb. Wird die Farbstofflösung statt in Calciumhydroxyd in Baryumhydroxyd eingetragen, so entsteht ebenso das mehr rosa wie gelb gefärbte Baryumsalz, das in seinem Bau keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem des Calciumsalzes zu erkennen giebt. Auch in ihrem optischen Verhalten zeigen sich die Salze beider Metalle vollkommen identisch. Mit den Metallen der Zink- und Silbergruppe habe ich mit Ausnahme des Quecksilbers keine krystallinische Verbindung des Farbstoffes erzielen können. Das Quecksilbersalz ist braunrot gefärbt und bildet sphärische Krystalle.

Chemische Natur, Funktion und Entstehung des roten Vanessenpigmentes.

Es ist nach allen im vorhergehenden mitgeteilten Reaktionsergebnissen höchst wahrscheinlich, dass wir es in dem roten Farbstoff der Vanessen mit einem an Eiweiß gebundenen Körper zu thun haben. Sein Verhalten gegen Lösungs- und Fällungsmittel, das positive Ergebnis der Xanthoproteïn- und der Millon'schen Reaktion lassen eine solche Schlussfolgerung notwendig erscheinen. Von den allgemeinen Eiweißreaktionen zeigt das Vanessenpigment nur die Biuretprobe in wenig ausgesprochener Weise, offenbar deshalb, weil sowohl die Eigenfarbe der Lösung, wie auch ihr Zuckergehalt das Erscheinen der Reaktionsfarbe ungünstig beeinflusst. Auch das Auftreten von freiem Zucker im Farbstoff spricht keineswegs gegen seine Proteïdnatur, nachdem Pavy gezeigt hat, dass alle Proteïdsubstanzen zu den Glykosiden zu rechnen sind, dass sie alle unter den verschiedensten Bedingungen durch die Einwirkung von Fermenten, von Säure, Alkalien, von Wasser bei erhöhter Temperatur, Spaltungsprozesse durchmachen, deren eines Produkt Zucker ist, und dass ferner freier Zucker in allen Körpergeweben angetroffen wird.

Es bleibt nun zu entscheiden, welcher Gruppe von Eiweißkörpern unser Farbstoff wohl am nächsten steht. Am meisten Aehnlichkeit hat das Verhalten des roten Farbstoffes mit demjenigen der Albumosen und der Histone. Beide Substanzen

haben z. B. mit dem Vanessenpigment die Reaktion gemein, durch wenige Tropfen Salpetersäure aus ihren Lösungen in einen Niederschlag verwandelt zu werden, der sich beim Erhitzen löst, um beim Erkalten wiederzukehren.

Die Möglichkeit, den Farbstoff durch kaltes und heißes Wasser zu lösen, schließt seine Zugehörigkeit zu den Heteralbumosen von vornherein aus, und seine Fällbarkeit durch Kupfersulphat weist darauf hin, dass er den Protalbumosen am nächsten steht. Eine Reaktion unterscheidet indessen den Farbstoff, wenigstens den Exkrementefarbstoff von den Protalbumosen, nämlich seine geringe Löslichkeit im Ueberschuss von Essigsäure. Sein Verhalten gegen Essigsäure bildet indessen auch einen wesentlichen Unterschied gegenüber demjenigen der Histone, mit denen der Eiweißkörper im übrigen manche Aehnlichkeit hat. Histone sind durch Essigsäure überhaupt nicht fällbar.

Besonders charakteristisch ist für den Farbstoff die Eigenschaft, wie die Histone aus salzsaurer Lösung durch Ammoniak gefällt zu werden. Der so entstandene Niederschlag ist auch im Ueberschuss von Ammoniak nicht löslich.

Eine weitere Reaktion, die den dem Exkremente- und Darmfarbstoff der Vanessen zu Grunde liegenden Eiweißkörper von den Albumosen unterscheidet, ist seine Fällbarkeit durch Kohlensäure.

Außer den Globulinen ist von allen anderen Eiweißkörpern nur das Globin des Blutfarbstoffes durch Kohlensäure fällbar; dieses gehört aber ebenfalls zur Gruppe der Histone.

Die Salzfällungsverhältnisse des untersuchten Farbstoffes sprechen andererseits wieder sehr deutlich für seine Albumosennatur. Während Histone schon durch verdünnte Salzlösungen niedergeschlagen werden, gelingt eine Fällung der Albumosen und des Farbstoffes nur durch sehr konzentrierte Salzlösungen. Ferner werden Histone bei Zusatz von Chlornatrium in der Hitze gefällt, während die Lösungen des roten Vanessenpigmentes weder ohne noch mit Salzzusatz in der Hitze koagulierbar sind. Auch dieses Verhalten zeigt, dass der Eiweißkörper des Farbstoffes den primären Albumosen näher steht wie den Histonen.

Seiner chemischen Natur nach wäre somit der dem roten Vanessenpigment zu Grunde liegende Eiweißkörper als ein Zwischenprodukt hydrolytischer Spaltung eines Proteïns zu betrachten, eine Folgerung, für die mir auch schon die Bildungsstätte des Farbstoffes, der Insektendarm, zu sprechen scheint. Von allen hierhergehörenden Produkten der Verdauung unterscheidet sich aber das Vanessenpigment durch eine außerordentlich große Verwandtschaft zum Sauerstoff, durch das Vermögen, diesen locker zu binden und leicht wieder abgeben zu können. Diese Fähigkeiten bringen ihn den respiratorischen Pigmenten nahe, die selbst Ei-

weißkörper sind oder denen wenigstens ein solcher zu Grunde liegt. Da der Farbstoff eisenhaltig ist, so werden wir ihn in erster Linie mit den im ganzen Tierreich verbreiteten Farbstoffen der Hämatinreihe zu vergleichen haben. In vieler Hinsicht erinnert uns das Vanessenpigment an den roten Blutfarbstoff, an das Hämoglobin, das, wie zahlreiche Untersuchungen gelehrt haben, auch bei wirbellosen Tieren in der Blutflüssigkeit gelöst angetroffen wird. Identisch mit Hämoglobin ist aber das rote Vanessenpigment keinen Falles, was schon mit Sicherheit aus dem spektralen Verhalten des Farbstoffes hervorgeht. Die Bänder des Hämoglobins liegen im grünen Teil des Spektrums, das stärkste Absorptionsband des Vanessenpigmentes findet sich im Blaugrün. Dessen ungeachtet ist eine Verwandtschaft beider Farbstsoffe nicht zu leugnen. Ich erinnere z. B. an die leichte Zersetzbarkeit beider Pigmente, die durch die verschiedensten Eingriffe (Säuren, Alkalien, Wärme) in ihre Komponenten, den Farbstoff und den Eiweißkörper gespalten werden. Außerdem ist bei beiden Pigmenten das Spektrum des oxydierten Farbstoffes ein ganz anderes wie das des reduzierten, und schließlich sei noch erwähnt, dass ähnlich wie der Blutfarbstoff auch das Vanessenpigment mit Eisessig und Kochsalz in der Wärme rotbraune bis schwarzbraune Zersetzungsprodukte liefert, die lebhaft an Häminschollen erinnern. Entscheidend für die Aufstellung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen beiden Pigmenten scheint mir indessen das positive Ergebnis der Gmelin'schen Reaktion und das dem Urobilin ähnliche Spektrum des Vanessenpigmentes zu sein. Die erstere zeigt uns unzweideutig die Gegenwart eines dem Gallenpigment ähnlichen oder mit ihm identischen Farbstoffes an, das letztere die Anwesenheit von Harnfarbstoff. Da aber sowohl Bilirubin wie auch Urobilin als Abkömmlinge des Blutfarbstoffes zu betrachten sind, so ist eine Beziehung des Hämoglobins zum roten Vanessenpigment nicht abzustreiten.

Da Gallen- und Harnfarbstoff im Wirbeltierkörper als Spaltungsprodukte des Blutfarbstoffes auftreten, so muss es befremden, hier im Insektenorganismus ganz ähnliche Pigmente enttehen zu sehen, ohne die Anwesenheit einer dem Hämoglobin bezw. dem Hämatin identischen Muttersubstanz nachweisen zu können. Die Ergebnisse der vergleichenden Physiologie zeigen uns indessen, dass nicht nur die dem Gallen- und Harnfarbstoff ähnlichen Spaltungsprodukte des Hämatins, sondern, dass selbst das Hämatoporphyrin und die Myohämatine in den Geweben erscheinen, ohne dass im Blut dieser Tiere Hämoglobin nachweisbar ist.

Nachdem wir nun den roten Farbstoff der Vanessen als ein Eiweißpigment kennen gelernt haben, das sich nach seinem Verhalten zum Sauerstoff als respiratorisches Pigment darstellt und

außerdem durch einen ausgesprochenen Zuckergehalt gekennzeichnet ist, dürfte es nicht allzu schwierig sein, die Frage zu erörtern welche Funktionen diesem Farbstoff im Körper der Insekten wohl zukommen mögen. Nach allem, was ich auch sonst über das Vorkommen und die Verteilung des Pigmentes wahrgenommen habe, ist die Annahme berechtigt, dass die physiologische Rolle des Farbstoffes eine zweifache ist. In erster Linie schreibe ich dem Farbstoff die Rolle eines Sauerstoffträgers zu, der wie der Blutfarbstoff dazu geeignet ist, um die Oxydationsvorgänge im Körper zu unterhalten, und der wie der Blutfarbstoff schon durch seine Farbe, auf seinen Sauerstoffgehalt schließen lässt. Der rote Farbstoff unterhält, mit anderen Worten gesagt, die Atmung der Insekten. Deshalb finden wir ihn auch überall da abgelagert, wo anatomisch die Bedingungen zu lebhaftem Stoffwechsel gegeben sind, in der äußeren Haut, in den Tracheen, im Blut. Außerdem halte ich es für erwiesen, dass der Farbstoff gleichzeitig einen wichtigen Anteil an der Ernährung des Insektes nimmt, dass er vielleicht sogar für die Bildung von Reservenahrung, von Fett, von Bedeutung ist. Diese Annahme findet ihre Stütze einmal in dem Zuckergehalt des Farbstoffes, dann aber auch darin, dass auf der Wanderung in die Schuppen der Farbstoff an Eiweiß nachweisbar ärmer wird; dieses Eiweiß wird verbraucht während der Puppenperiode, wo der Organismus auf seine Reservestoffe allein angewiesen ist. Ein anderer Grund, warum ich den untersuchten Farbstoff auch als Reservenahrung betrachten möchte, ist ferner der, dass die in der Raupe und Puppe der Vanessen sehr häufig vorkommenden, parasitisch lebenden Tachinenlarven, sämtlichen roten Farbstoff des Schmetterlings in ihren Darm aufnehmen und während ihrer Puppenentwickelung verbrauchen.

Als Bildungsstätte dieses seiner Natur nach ebenso interessanten wie seiner Funktion nach wichtigen Farbstoffes ist, wie bereits nachgewiesen wurde, der Darm der Raupe zu betrachten. Als Bildungsmaterial glaubte ich schon früher die mit der Nahrung aufgenommenen Pflanzenpigmente ansehen zu müssen. Diese auch durch die Experimente Poulton's — derselbe hat nachgewiesen, dass die grünen und gelben Farbstoffe der Raupenhaut nur dann gebildet werden können, wenn die Raupen chlorophyll- oder etiolinhaltige Nahrung zu sich nehmen — gestützte Vermutung hat sich inzwischen durchaus bestätigt. Ich fand, dass der grüne Farbstoff des Chlorophyllkornes unter bestimmten Verhältnissen in der Pflanzenzelle dieselben Umwandlungen erfährt wie das grüne, durch die Darmepithelzellen resorbierte und in den roten Farbstoff verwandelte Pigment. Auch aus dem grünen Farbstoff des Chlorophyllkorns geht, wie ich bis jetzt feststellen

konnte, unter dem Einfluss verdünnter Säuren ein roter Körper hervor, der wie der Darmfarbstoff Krystalle bildet, die sich auch optisch den roten Darmfarbstoffkrystallen analog verhalten. Auf Darmpräparaten von Puppen der *Vanessa io*, die noch Darminhalt enthalten und nun schon seit etwa zwei Jahren in Glyzeringelatine eingebettet liegen, lässt es sich verfolgen, wie sich aus den Trümmern des Chlorophyllkornes Farbstoffe bilden, die durch eine Reihe von Zwischenstufen hindurch vom grüngelben Körnchen bis zur schön ausgebildeten karminroten Krystalldruse führen. Diese Umwandlung geht in folgender Weise vor sich: Das Chlorophyllkorn verwandelt sich in grüne tröpfchenförmige Gebilde. Diese werden missfarbig und gehen entweder ganz oder teilweise in eine amorphe zuerst gelbe, dann karminrote Masse über, oder aber es bilden sich in diesen Tröpfchen feine Krystallnadeln, die oft sehr deutlich klinorhombischen Bau zeigen. Sehr häufig schießen die Nadeln aus der Peripherie der Tropfen aus, so dass ein drusenförmiges Gebilde entsteht, dessen Centrum durch den Tropfen, der die Mutterlauge der Krystalle vorstellt, gebildet wird. In vielen Pflanzenzellen bleibt die Form des Chlorophyllkornes, das dann meistens noch grünen Farbstoff enthielt, erhalten. Diese Körner erscheinen dann von den roten Farbstoffkrystallen oft wie gespickt. In anderen Chlorophyllkörnern ist der Farbstoff amorph eingelagert, wieder in anderen Pflanzenzellen liegen statt der Chlorophyllkörner nur noch größere oder kleinere Drusen schön ausgebildeter karminroter Krystalle.

Wo nun die Chlorophyllkörner diese Umwandlung in rote und gelbe Farbstoffe nur zu kleinerem Teil erfahren haben, zeigen sie überall ganz deutlich das Absorptionsspektrum des Chlorophyllans. Dort aber, wo die Verfärbung eine allgemeinere geworden ist, beobachten wir ein ganz anderes Absorptionsspektrum und zwar dasjenige des roten Vanessenfarbstoffes oder des Urobilins. Was sich hier im Präparat innerhalb der Pflanzenzelle vollzieht, die Umwandlung des grünen in roten Farbstoff, erfolgt, so lange die Raupe Nahrung zu sich nimmt, zum Teil im Darm, zum Teil im Körperepithel, zum Teil im Blut, denn alle Säfte und Gewebe enthalten die grüne oder grüngelbe Muttersubstanz des Pigmentes, das, wie wir im vorhergehenden gesehen haben, durch Subtraktion oder durch Addition von Sauerstoff, die verschiedensten Färbungen annehmen kann.

Es ist nicht zu bestreiten, dass der einerseits in den Epithelzellen des Raupendarmes andererseits in den Pflanzenzellen des Darminhaltes sich bildende rote Farbstoff durch seine Krystallform, seine Farbe, seine saure Reaktion, sein Absorptionsspektrum und schließlich besonders auch durch das positive Ergebnis der Lipocyaninreaktion lebhaft an die roten Karotine erinnert. Aller-

dings ist er bezüglich seiner Löslichkeit von jener Farbstoffgruppe deutlich verschieden. Wie wir indessen durch die Versuche von M. Newbigin wissen, werden die Karotine in ihrer Löslichkeit sehr erheblich durch die Beschaffenheit der Lösungsmittel beeinflusst. So wird z. B. das an sich nicht wasserlösliche Krustaceorubin der Krebse von Eiweißlösungen leicht aufgenommen und kann aus diesen durch eiweißfällende Mittel niedergeschlagen werden. Sollte auch in dem vorliegenden Fall aus dem Chlorophyll ein karotinartiger Körper gebildet werden, der, selbst eine Säure, mit einem histon- oder albumoseartigen Eiweißkörper eine Verbindung eingeht, wie sie im Blutfarbstoff durch das saure Hämatin mit dem basischen Globin gegeben ist? Sollte es gelingen, die Identität der färbenden Komponente des Karotins mit derjenigen des Vanessenpigmentes nachzuweisen, so wäre dies um so interessanter, weil sich dann auch die Karotine als den Gallen- und Harnfarbstoffen nah verwandte Umwandlungsprodukte des Chlorophylls erweisen würden, eine Annahme, die auf Grund chemischer Untersuchungen als eine durchaus nicht unberechtigte zu betrachten ist. Vergl. v. Pechmann: Ber. deutsch. chem. Ges. 15, 885 und 891 und L. Marchlewski: Chlorophyll, Hämoglobin und Lipochrome. Zeitschr. physiol. Chem. 38, 196—979/5, 1914.

Es würde sich damit bestätigen, was schon früher von Gautier gesagt worden ist, dass nämlich das Chlorophyll ein dem Bilirubin, dem Gallenfarbstoff, nah verwandter Körper sei. Eine derartig nahe Beziehung zwischen dem Chlorophyll und dem Bilirubin kann um so weniger überraschen, da die neuen Forschungen Nencki's, Küster's, Zaleski's, Marchlewski's auf chemischem Wege dargethan haben, wie nahe sich der grüne Pflanzenfarbstoff und der Blutfarbstoff stehen. Ob wir in der färbenden Komponente des roten Lepidopterenpigmentes wirklich ein Gemisch von echtem Gallen- und Harnfarbstoff vor uns haben, kann wohl nur die Elementaranalyse der Substanz mit Sicherheit darthun, so viel steht aber jetzt schon fest, dass aus dem Chlorophyllkorn und ebenso aus dem von dem Insektendarm resorbierten Chlorophyll Spaltungsprodukte hervorgehen, die in ihrer Krystallform, ihrem Absorptionsvermögen und allen wichtigen Reaktionen mit den als Harn- und Gallenfarbstoffen bekannten Derivaten des Blutfarbstoffes sehr gut übereinstimmen.

Neu ist allerdings, dass solche dem Bilirubin und Urobilin ähnliche Pigmente an eiweißartige Körper gebunden und eisenhaltig sind und in dieser Verbindung ganz ausgesprochen die Fähigkeit besitzen, Sauerstoff locker zu binden, ihn leicht aufzunehmen und leicht wieder abzugeben und dass sie, indem sie mit ihrem Sauerstoffvorrat die Atmung unterhalten, eine wichtige Rolle im Organismus ihrer Träger spielen.

Den verschiedenen Färbungen der Insektenhaut, der Farbenpracht auf den Schmetterlingsflügeln, liegt danach nichts anderes zu Grunde wie die verschiedenen Oxydationsstufen eines Pigmentes, das selbst wieder aus den Farbstoffen der die Nahrung bildenden Pflanzenzellen der Raupe abzuleiten ist, und von seiner Ablagerung in den Schuppen eine wichtige physiologische Rolle im Stoffwechsel von Raupe und Puppe zu spielen hat. [81]

Alphabetisches Namenregister.

Alphabetisches Sachregister.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Dezember 1903. № 24.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
Rabensteinplatz 2.